

ФГБОУ высшего образования «Ярославский государственный  
педагогический университет им. К.Д. Ушинского»

На правах рукописи



КИСЕЛЕВ Дмитрий Николаевич

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

Специальность 25.00.02 – палеонтология и стратиграфия

ДИССЕРТАЦИЯ

на соискание ученой степени  
доктора геолого-минералогических наук

Ярославль - 2020

## ОГЛАВЛЕНИЕ

<b>Оглавление</b>	2
<b>Введение</b>	4
<b>ЧАСТЬ 1. БАТСКИЕ И КЕЛЛОВЕЙСКИЕ АММОНИТЫ СЕМЕЙСТВА CARDIOCERATIDAE</b>	13
Глава 1.1. История изучения	12
Глава 1.2. Принципы систематики	19
Глава 1.3. Длина жилой камеры	50
Глава 1.4. Сравнительный морфогенез	78
Глава 1.5. Морфогенез и систематика поздних Arctoceratitinae (род <i>Arcticoceras</i> )	97
Глава 1.6. Филогения и систематика Cadoceratinae и Quenstedtoceratinae	126
Глава 1.7. Описание аммонитов	201
<b>ЧАСТЬ 2. ЗОНАЛЬНАЯ И ИНФРАЗОНАЛЬНАЯ БИОСТРАТИГРАФИЯ БАТА И КЕЛЛОВЕЯ</b>	276
Глава 2.1. Бореальный бат – базальный нижний келловей Европейской России	276
2.1.1. Введение	276
2.1.2. Описание разрезов	287
2.1.3. Диагностика аммонитов верхнего бата – базального нижнего келловей	322
2.1.4. Стратиграфические подразделения и корреляция бата - базального нижнего келловей	328
Глава 2.2. Келловей-нижний оксфорд Европейской России	335
2.2.1. Введение	335
2.2.2. Описание разрезов	346
2.2.3. Диагностика аммонитов среднего-верхнего келловей и нижнего оксфорда	436
Глава 2.3. Принципы построения инфразональной шкалы	452
Глава 2.4. Зональная и инфразональная корреляция бата и келловей высокобореальных регионов Панбореальной надобласти	468
2.4.1. Введение	468
2.4.2. Северная Сибирь	470
2.4.3. Южная Аляска	514
2.4.4. Британская Колумбия	524
2.4.6. Земля Франца-Иосифа	535
Глава 2.5. Особенности дифференциации кардиоцератид в Панбореальной надобласти	542
Глава 2.6. Бореальный (Арктический) аммонитовый стандарт	



и принципы его построения	586
<b>Глава 2.7.</b> Описание стратиграфических подразделений	602
<b>Заключение</b>	696
<b>ПРИЛОЖЕНИЕ</b>	698
Приложение 1. Таблицы 1-5	698
Список литературы	713
Фототаблицы и объяснения к ним	764

## Введение

Несмотря на то, что середина юры не характеризуется значительными биотическими или абиотическими событиями, тем не менее, батский, келловейский, а также оксфордский ярусы в последние десятилетия привлекают пристальное внимание специалистов. 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. Биохронологически 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 келловей 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 (Пффеффинген, 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 келловей, так и для оксфорда. В том и другом случае это появление характерных аммонитов (*Kepplerites* ex gr. *keppleri* для келловей 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 келловя в пределах Панбореальной надобласти на основе экотонных последовательностей аммоноидей Европейской России.

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 келловя 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, келловей 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 Феофилактова К.М. и Парышева А.В. Интересная коллекция аммонитов бата и келловей 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 келловей 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 келловей (региональные шкалы Европейской России, Северной Сибири и Южной Аляски) включает 29 зон, 19 подзон и 80 биогоризонтов, из которых 7 зон, 5 подзон и 47 биогоризонтов впервые установлены и 38 биогоризонтов 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 биогоризонтов. Зональная и инфразональная шкала Бореального стандарта бата основана на региональных шкалах Восточной Гренландии и Северной Сибири, а келловей - 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 бата, 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, подродевом и видовом уровнях ревизована система батских, келловейских и нижнеоксфордских аммоноидей семейств *Cardioceratidae* и *Kosmosceratidae*, известных в Европейской России и других территориях Панбореальной надобласти. Выявлены филогенетические значимые морфогенетические тенденции и признаки основного звена эволюции родов и подродевом 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; 2001а; 2002; 2006а; 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 палеогидрологические - 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 келловей 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 - годовых 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), 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 625 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. Митга (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 и Н.Ю. Брагина (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 В.В. Белоусов (Кострома), А.В. Гужов (Москва), Д.Б. Гуляев (Ярославль), В.М. Ефимов (Ундоры), Н.Г. Зверьков, А.П. Ипполитов (Москва), М.И. Казаченко (Москва); Л.М. Киселева (Ярославль), С.В. Малёнкина (Москва), А.В. Маникин (Саратов), И.А. Мелешин (Саранск); А.А. Мироненко (Москва), Е.С. Муравин (Ярославль), М.А. Рогов (Москва), А.Ю. Сапоженков (Кострома), Е.Ю. Спиридонов (Ярославль), А.В. Ступаченко (Москва); А.А. Школин, Е.В. Щепетова (Москва), М.В. Шеханов (Ярославль), а также зарубежные коллеги, принимавшие участие в полевых работах в Европейской части России – А. и Х. Вежбовские (А. Wierzbowski, Н. Wierzbowski), Э. Гловняк (Е. 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).

# ЧАСТЬ 1. БАТСКИЕ И КЕЛЛОВЕЙСКИЕ АММОНИТЫ СЕМЕЙСТВА CARDIOCERATIDAE

## Глава 1.1. История изучения

Аммониты семейства *Cardioceratidae* Siemiradzki, включающие подсемейства *Arctocerphalitinae* 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.

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

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 (приложение, табл. 1). В 96 публикациях (57%) выделяются новые виды и подвиды, в 28 работах – новые роды и надродовые таксоны. В 40 публикациях (24%) разрабатываются филогенетические модели и надвидовая систематика подсемейств, а в 23 приводятся филогенетические построения на уровне видов. В 12 публикациях (7%) приведены результаты изучения онтогенеза лопастной линии, на основе которых предложены модели макросистематики семейства. В 20 работах (12%) изучение морфологического разнообразия сопровождается сравнительно-морфометрическими исследованиями и в 4 опубликованы результаты микроморфологического изучения раковины. Новые стратиграфические подразделения выделяются в 45 публикациях (27%).

К настоящему времени среди кардиоцератид бата и келловея (в интервале зон *Greenlandicus* - *Lamberti*) выделено 285 пригодных видов и подвидов и 43 таксона родового-

подродового ранга. Большинство названий видов применяется в современных публикациях, т.е. принадлежат устойчивым таксонам, из них 166 видовых-подвидовых таксонов (58%) рассматриваются здесь как валидные (приложение, **табл. 2**). Остальные являются младшими синонимами или относятся к категориям MS, nomen dubium, nomen nudum и nomen provis. В подсемействах Cadoceratinae и Quenstedtoceratinae выделено 267 видов, 38 рода или подрода, а остальные (18 видов-подвидов и 5 родов-подродов) относятся к поздним арктоцефалитинам нижнего-среднего бата.

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

В *поздний период* (1911 - ныне) было выделено 229 видов, что в 4,5 раза превышает аналогичное значение в раннем периоде. Это время взрывного роста новых названий, что связано с активным изучением средней юры Арктики и С. Америки, где было описано больше всего таксонов (37%), и Е. России (35%). Начало позднего периода следует сразу после выхода ранних работ С. Бакмэна (Buckman, 1893, 1902, 1903), где он предлагает термин «гемера» и разрабатывает принципы детальной стратиграфии и инфразональный метод, благодаря которым в систематике аммонитов учитываются тончайшие отличия между стратиграфически дискретными видами и подвидами.

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

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

**I этап** (1821-1829 [1930]) является начальной фазой изучения не только кардиоцератид, но и большинства других аммонитов. В это время происходит выделение и описание первых видов, происходящих исключительно из английских разрезов двумя английскими авторами - Соверби и Филлипсом. Они описали 8 келловейских видов, из которых 6 рассматриваются сейчас как валидные.

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

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

**IV этап** (1904 [1901] - 1939 [1940]) характеризуется следующими особенностями: 1) взрывным увеличением количества выделенных видов и подвидов, из которых наибольшую долю (65%) занимают таксоны, описанные в З. Европе, преимущественно в Англии и Франции (Buckman, Douville, Maire, Gerard et Contaut, Krenkel, Petitclerc). На этом этапе, в целом, описание общего разнообразия кардиоцератид Европы подходит к завершению, после чего таксономические работы имеют, в основном, ревизионный характер. 2) Резко увеличивается описанное разнообразие арктических видов, в основном из В. Гренландии (Spath), что характеризует второй подъем изучения арктических кардиоцератид. В основном, в позднюю фазу этого этапа было выделено 17 арктических видов, из которых 14 описаны по гренландскому материалу. 3) Выделено 16 родов - максимальное значение за всю историю изучения бат-келловейских представителей семейства. 4) Доля валидных видов относительно

общего количества пригодных названий (66) минимально - 28%. Столь низкое значение, в основном, связано с избыточными описаниями Мэра (Maire), который выделил 16 таксонов видовой-подвидовой группы, из которых только один рассматривается здесь как валидный. 5) Выделено 11 биостратонов, из которых 6 относятся к зонам, а остальные к инфразональным подразделениям (гемеры и горизонты). Это первая апробация инфразонального метода, которая затем повторится на последнем этапе.

**V этап** (1949 [1941] - 1989 [1990]). Основная особенность - третий и максимальный подъем изучения разнообразия арктических кардиоцератид, возникший благодаря работам российских (Бодылевский, Воронеж, Меледина), американских (Imlay, Frebald) и английских авторов (Callomon, Rawson). Из 100 описанных в этот этап видов в Панбореальной надобласти 85 выделено по арктическому материалу. Подчиненный характер имеет разнообразие новых кардиоцератид в Е. России - 22 вида (Сазонов, Троицкая, Парышев) и 3. Европе - 9 видов. Впервые выделяются новые таксоны в Восточном Перитетисе (Аманниязов, Химшиашвили, Ломинадзе) - Северном Кавказе и Средней Азии (6 видов). Также этот этап отличается высокой долей валидных видов - 62 %. Прогресс, достигнутый в изучении разнообразия кардиоцератид, имел выраженный биостратиграфический эффект: в общей сложности было выделено 45 биостратонов по кардиоцератидам, большинство из которых установлено в арктических разрезах. В конце пятого этапа выходит ключевая статья (Callomon et al. 1988), где предлагается новая шкала нижнего келловее Англии, впервые включающую шкалу биогоризонтов. Она предопределила особенности следующего этапа.

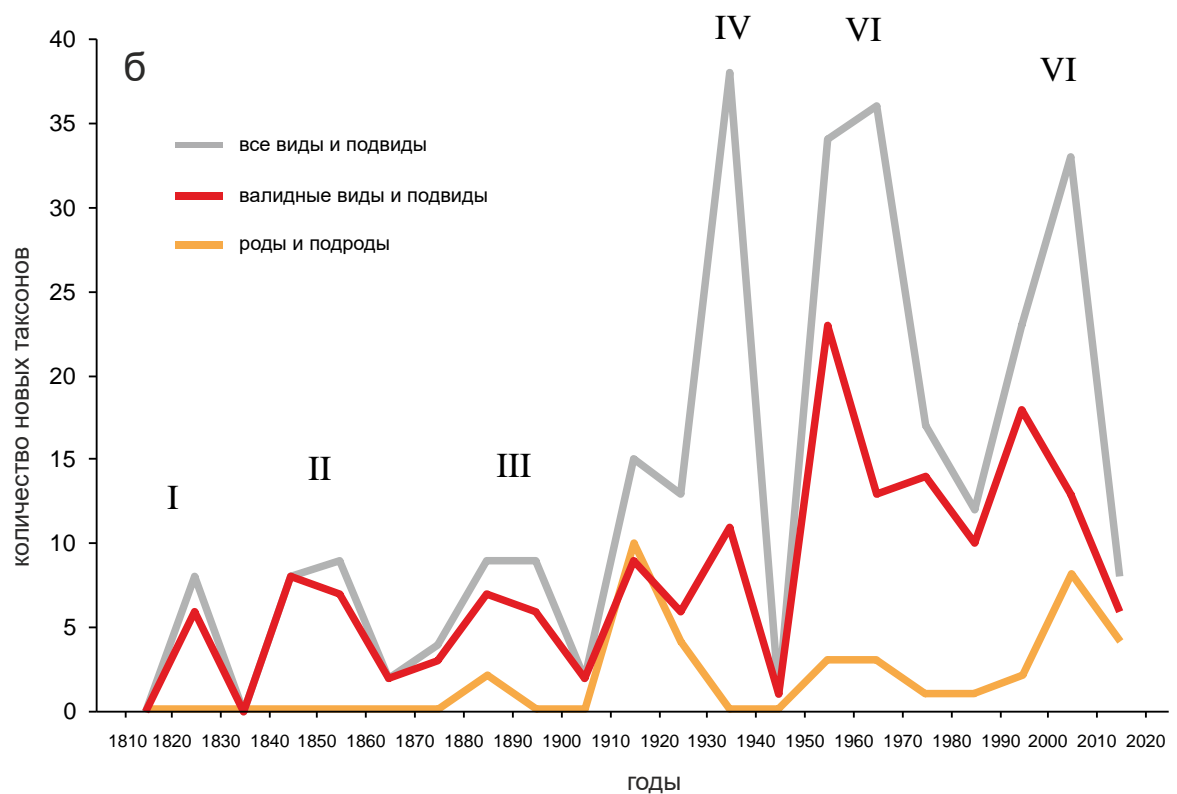
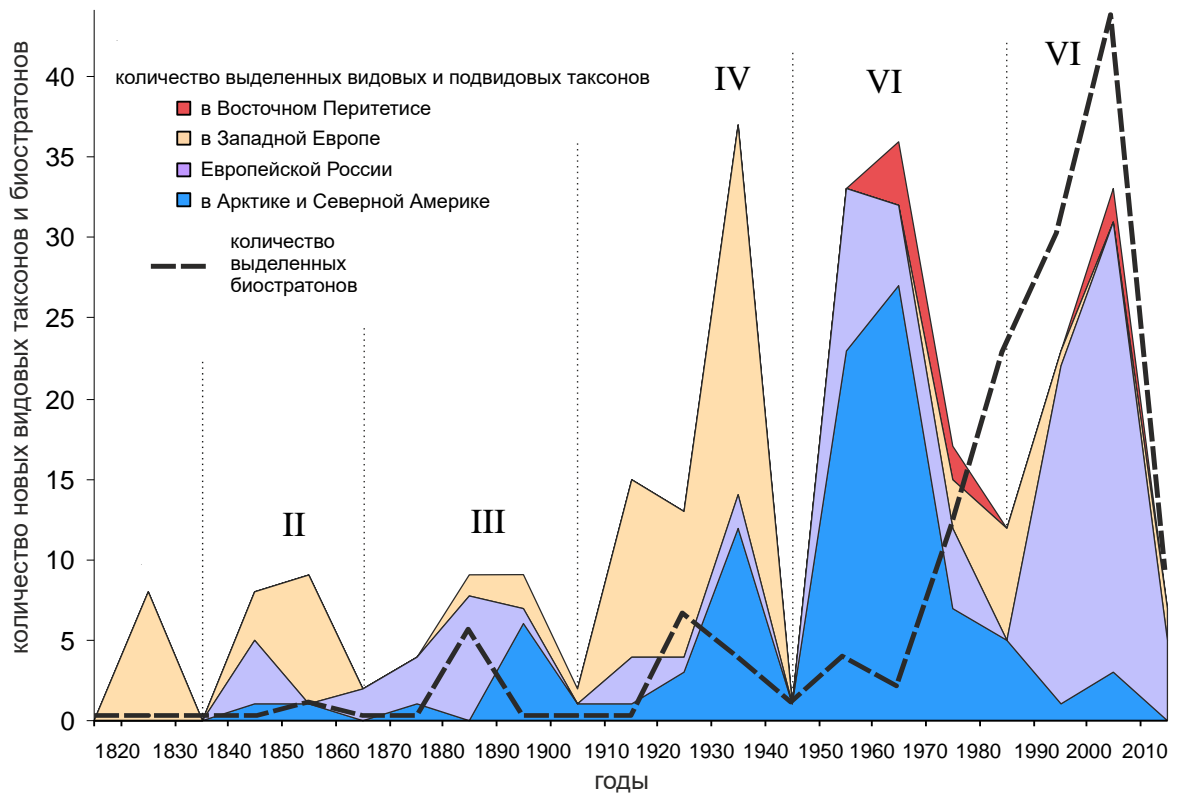
**VI этап, современный** (1993 [1991] - ныне) начинается с выхода важнейшей биостратиграфической статьи Калломона (Callomon, 1993), где он впервые публикует инфразональную шкалу средней юры В.Гренландии. В целом этот этап характеризуется господством и успешным применением в аммонитовой биостратиграфии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

На основе стратиграфического распространения кардиоцератид в бате и келловее Панбореальной надобласти выделено 154 биостратиграфических подразделений (зон, подзон, биогоризонтов, слоев с фауной) по 83 видам-индексам. Это составляет 30% от всех выделенных видов данного семейства. В среднем, каждый третий вид из 281 используется для

выделения нового стратиграфического подразделения, из них 17 видов применяется в качестве видов-индексов более одного раза. Всё это свидетельствует о большом стратиграфическом значении бат-келловейских кардиоцератид.

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

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



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



## 1.2. Принципы систематики

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. В этой связи возникает необходимость обозначить частные правила или принципы, на основе которых производится диагностика аммонитовых таксонов в данной работе.

### 1.2.1. Филогенетические принципы

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

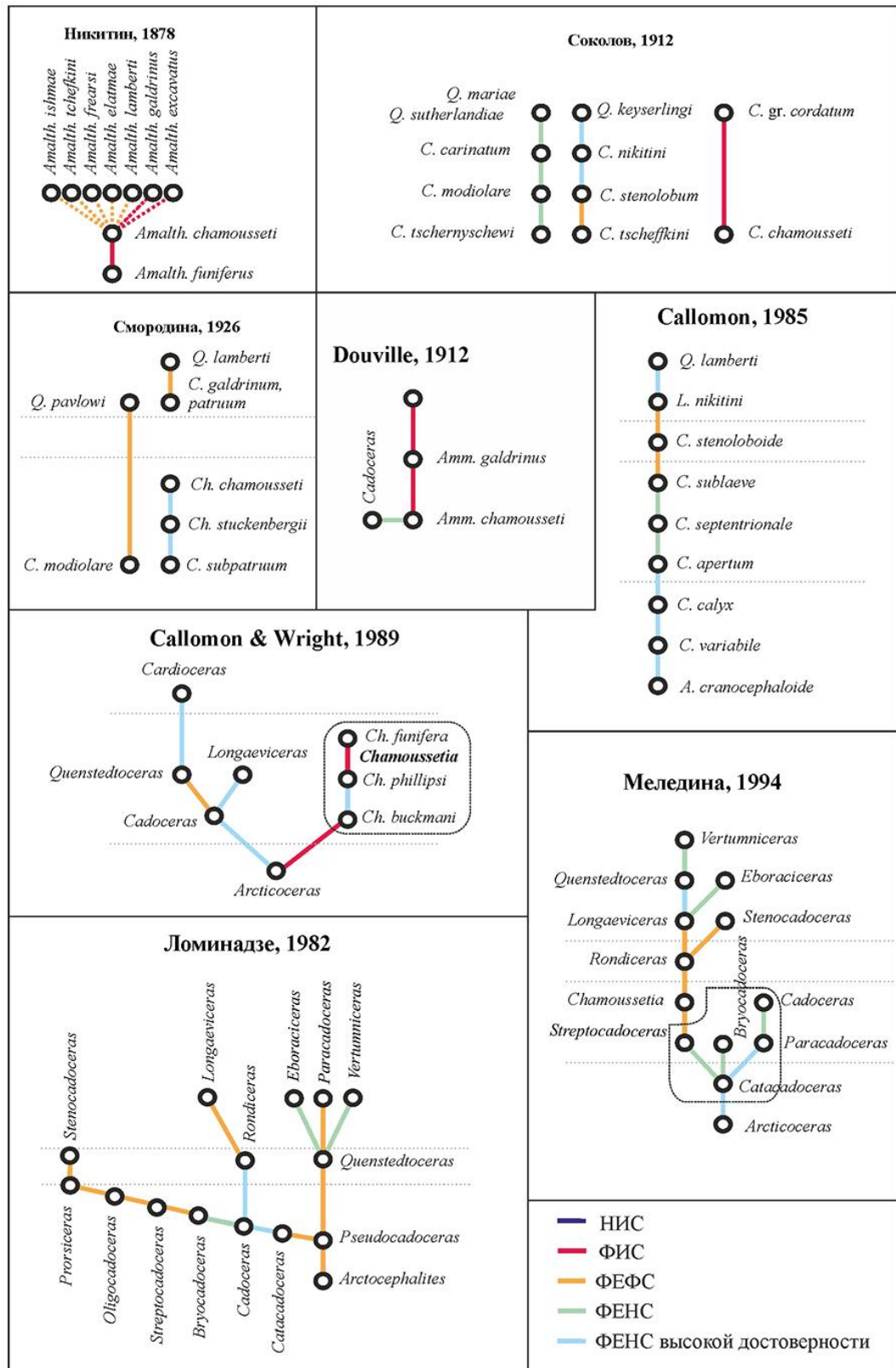
*Eboraciceras* Buckman, 1918

*Funiferites* Kiselev, Rogov et Gulyaev, 2003

*Lamberticeras* Buckman, 1920

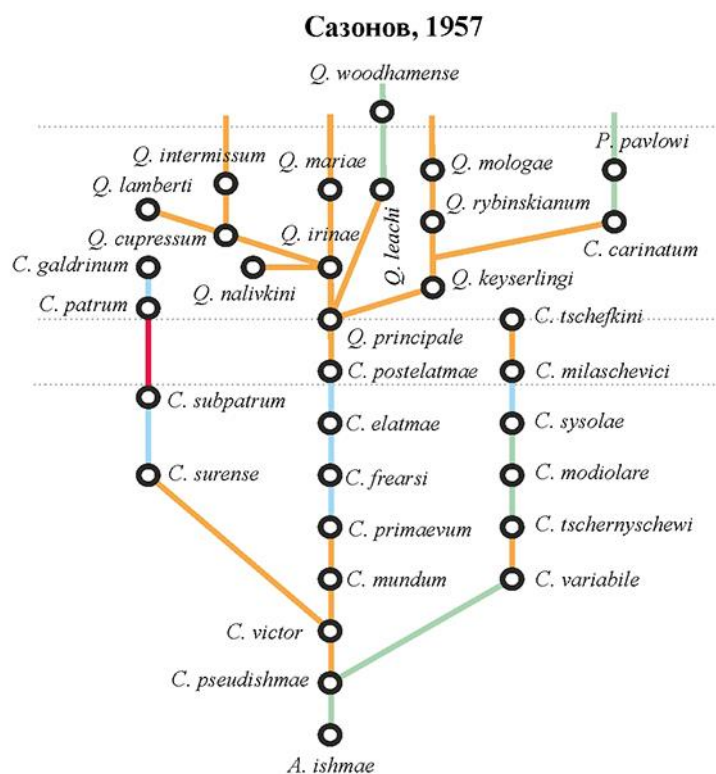
*Dolganites* Repin, 2002

*Pavloviceras* Buckman, 1920



**рис. 1.2.1.** Реконструкции филогенетических взаимоотношений таксонов различного ранга в семействе Cardioceratidae. Линиями разного цвета показаны участки филогенетических моделей, отличающиеся специфическим уровнем естественности или искусственности и принадлежащих к различным типам систематики: нефилогенетическая искусственная систематика (НИС), филогенетическая искусственная систематика (ФИС), филогенетическая естественная неформализованная систематика (ФЕНС), филогенетическая естественная формализованная систематика (ФЕФС)

Видовой состав, филогенетические отношения и стратиграфическое распространение большинства этих таксонов окончательно не выяснены, поскольку до сих пор не существует общепринятой модели их систематики. Своеобразием отличаются филогенетические и таксономические построения всех современных исследователей келловейских кардиоцератид (**рис. 1.2.1**; Сазонов, 1957; Меледина 1977, 1994; Ломинадзе, 1982; Callomon 1985; Mitta, 1999, 2005; Митта 2000, 2015, 2016; Гуляев 2001, 2005, 2012, 2014; Киселев 2001, 2005, 2009; Киселев, Рогов, 2007а,б).



**рис. 1.2.1.** Реконструкции филогенетических взаимоотношений таксонов различного ранга в семействе Cardioceratidae (продолжение)

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

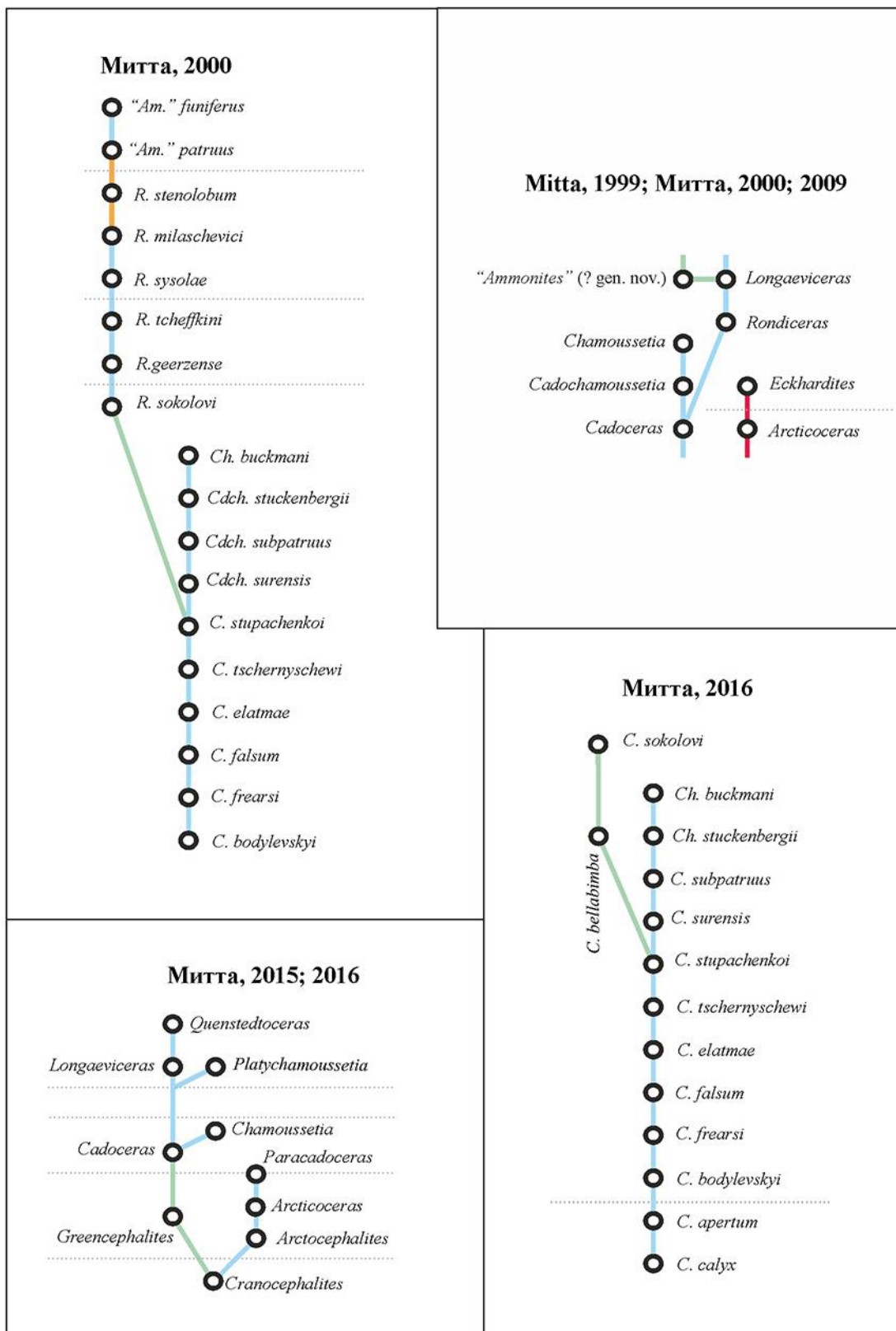


рис. 1.2.1. Реконструкции филогенетических взаимоотношений таксонов различного ранга в семействе Cardioceratidae (продолжение)

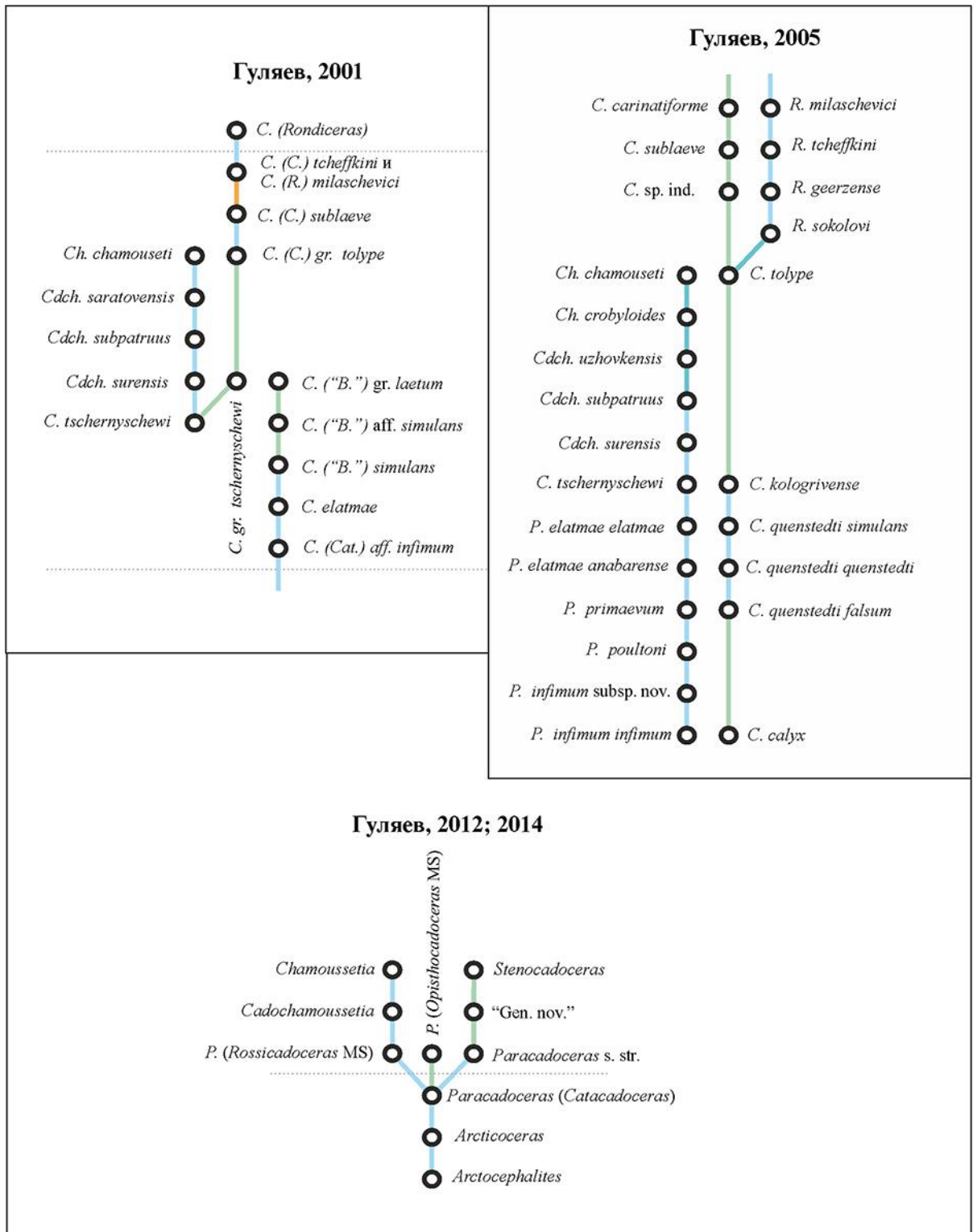
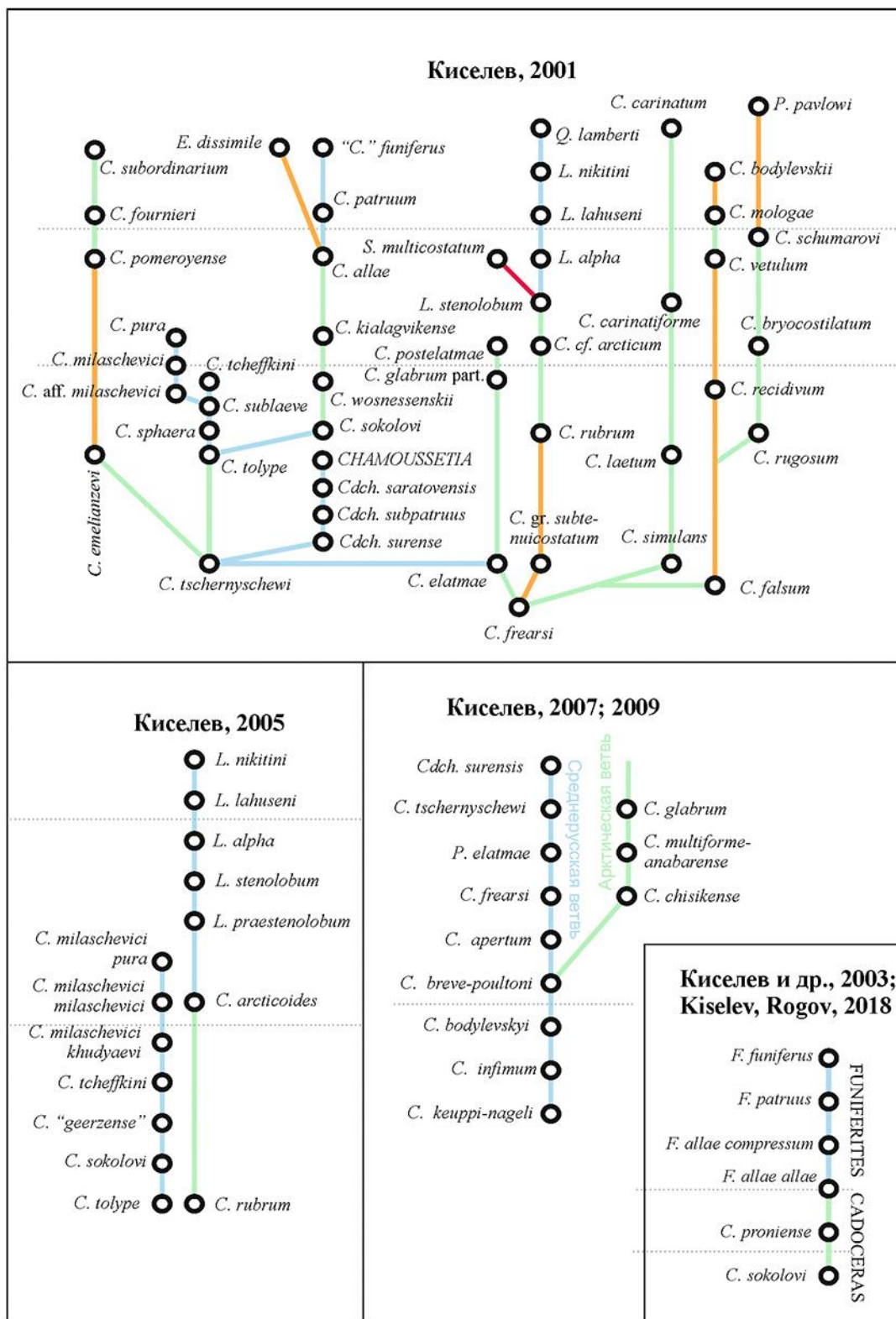


рис. 1.2.1. Реконструкции филогенетических взаимоотношений таксонов различного ранга в семействе Cardioceratidae (продолжение)



**рис. 1.2.1.** Реконструкции филогенетических взаимоотношений таксонов различного ранга в семействе Cardioceratidae (продолжение)

являются бездоказательными. Следствием этого является существование многочисленных ошибок и неточностей в корреляции шкал, построенных по распространению кардиоцератид.



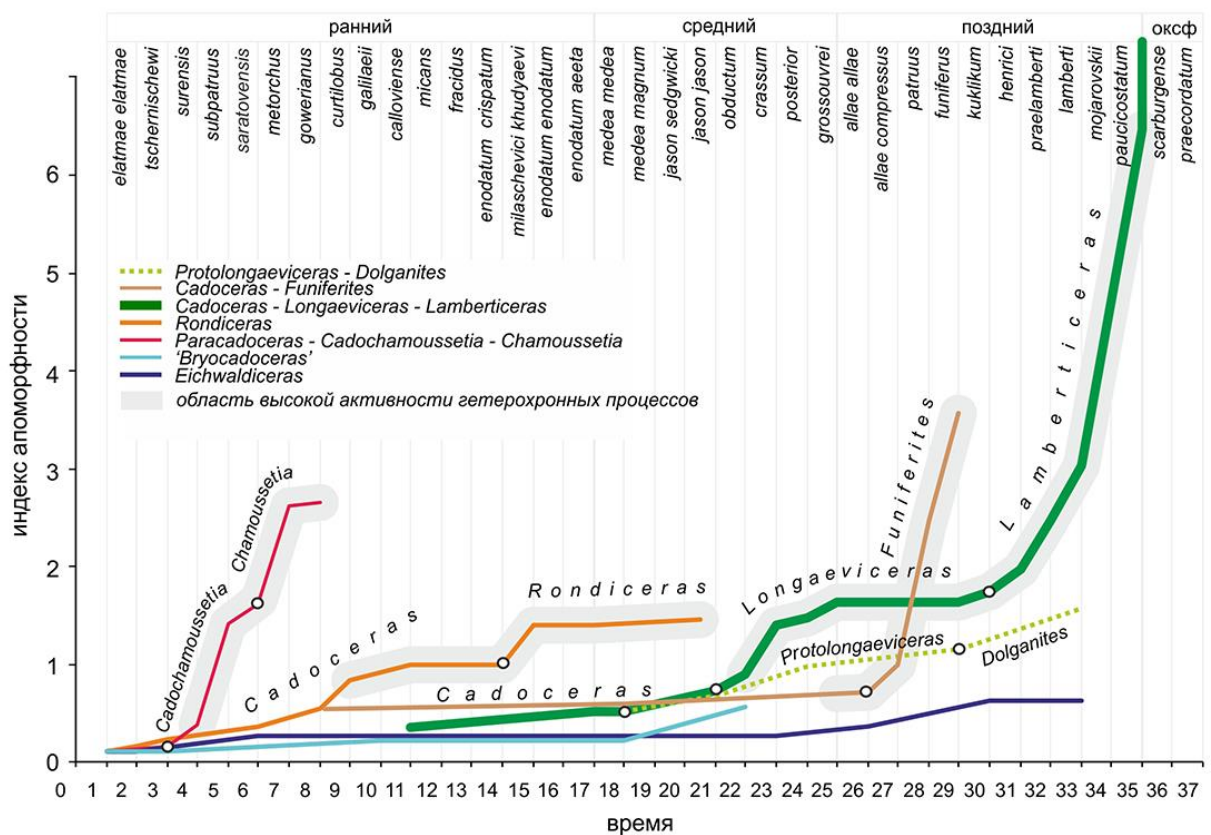
В настоящее время практически общепринятыми и доказанными являются модели происхождения лишь некоторых таксонов: *Cadochamoussetia* (от *C. elatmae*, по Митта 1996, 2000, Mitta 1996), *Chamoussetia* (от *Cadochamoussetia* по Митта (там же)) и (в меньшей степени) *Lamberticeras* s. str. (от *Longaeviceras*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

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

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

верхнекелловейских групп, имеющих неодинаковый набор плезиоморфных и апоморфных признаков.

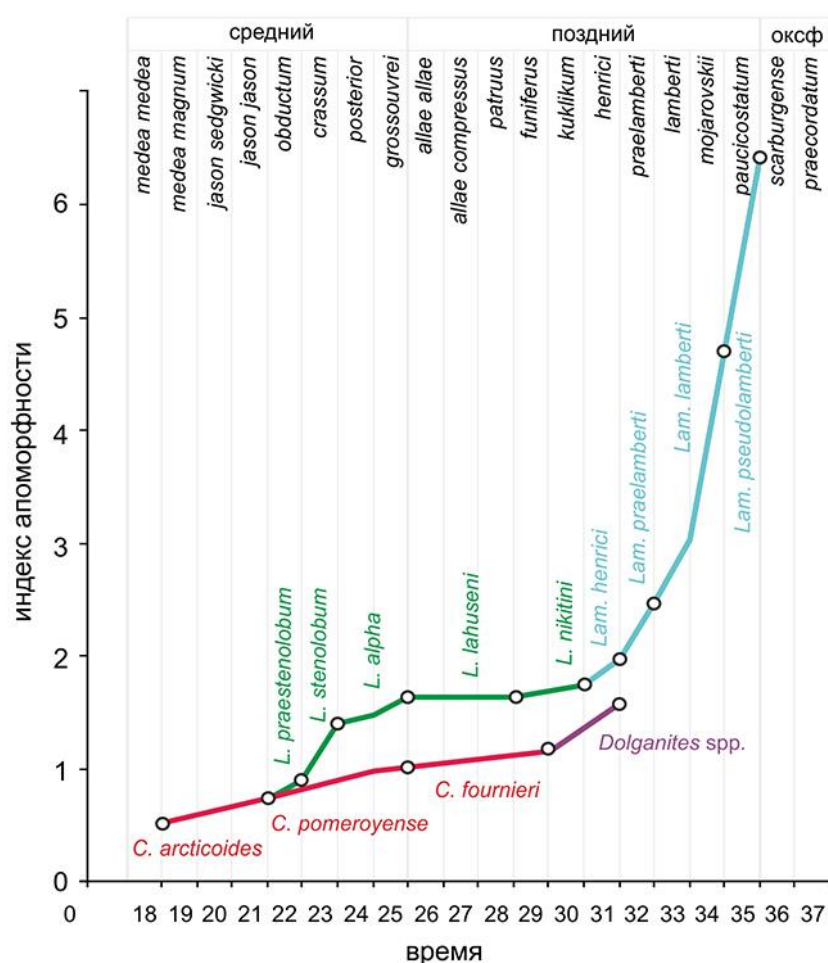
**Во-вторых**, однолинейная модель более основана на эволюции признаков, характерных для семейства или подсемейства в целом, чем на эволюции реальных видов. Согласно этому подходу, для батских и раннекелловейских таксонов должны быть характерны древние, или плезиоморфные, признаки, и для таксонов позднего келловея – новые (апomorphicные). Для таксонов среднего келловея признаки имеют переходный характер или являются апomorphicными. К плезиоморфным признакам (ПП) (или их модальностям) келловейских кардиоцератид относятся следующие: 1) наличие ребер или умбиликальных бугорков (буллы и буллоиды) на взрослых оборотах; 2) относительно высокая эволюционность раковины; 3) округлый характер вентральной стороны; 4) густая скульптура; 5) низкий коэффициент ветвления. Апomorphicными (АП) являются противоположные модальности вышеперечисленных признаков, а также редукция скульптуры и наличие кия. Остальные признаки (относительная высота оборотов, форма ребер и др.) сопутствуют ПП и АП. По этим признакам наблюдается высокая внутривидовая изменчивость.



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



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



**Рис. 1.2.3.** Изменение индекса апоморфности в двух филелиниях кадоцератин (*Cadoceras* (*Protolongaeviceras*) - *Longaeviceras* - *Lamberticeras* и *C. (Protolongaeviceras)* - *Dolganites*) в келловее. Временная шкала представлена последовательностью гемер.

По характеру темпов увеличения ИА можно различать быстро эволюционирующие («апоморфные») филемы и медленно эволюционирующие («плезиоморфные»). К первым относятся филолинии (в порядке убывания конечного ИА) *Funiferites*, *Cadochamousetia*-*Chamousetia*, *Longaeviceras-Lamberticeras*, *Cadoceras* s. str. – *C. (Rondiceras)*, *Eboraciceras*, *Stenocadoceras*. Остальные филемы (*Cadoceras* s. str., *C. (Eichwaldiceras)*, *C. (Paracadoceras)*) являются медленно эволюционирующими, сохраняющими плезиоморфный морфотип до позднего келлова.

**Таблица 1.2.1.** Соотношение апоморфных и плезиоморфных признаков у келловейских кардиоцератид. Мерилом плезиоморфного морфотипа является верхнебатский подрод *C. (Catacadoceras)*, апоморфного морфотипа – раннеоксфордский *Cardioceras (Scarburgiceras)*. Для каждого таксона или группы вычисляется индекс апоморфности, через отношения числа апоморфных и плезиоморфных признаков. С – средние обороты, В – взрослые обороты.

	Апоморфные признаки														Индекс апоморфности = (n+)/(n-)				
	Отсутствие булл или буллоидов		инволютность		Высокое поперечное сечение оборотов		Заостренный венгер		Низкая плотность ребер		высокий коэфф. ветвления		Редукция скульптуры			киль		Синусидальный изгиб ребер на венгере	
	В	С	В	С	В	С	В	С	С	С	В	С	В	С		С	В	С	В
<i>C. (Catacadoceras)</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0
<i>C. (Paracadoceras) gr. elatmae</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	0,07
<i>C. (Paracadoceras) gr. postelatmae</i>	-	+	-	-	-	-	-	-	-	++	-	+	-	-	-	-	-	-	0,3
<i>C. (Paracadoceras) subtenuicostatum</i>	+	+	-+	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	0,36
<i>C. (Paracadoceras) recidivum</i>	-	+	-	+	-	+	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	0,5
<i>Cadoceras gr. falsum</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	0,07
<i>Chamousetia chamouseti</i>	+	+	+	+	+	+	+	-	-	-	+	-+	+	+	+	+	+	+	2,75
<i>Cadoceras gr. tolype</i>	-	+	+	-	-	++	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	0,36
<i>Cadoceras sokolovi</i>	+	+	+	-	-	-	-	-	+	-	+	-	-	-	-	-	-	-	0,55
<i>Cadoceras proniense</i>	+	+	+	-	-	-	-	-	+	-	+	-	-	-	-	-	-	-	0,55
<i>Cadoceras gr. tscheffkini</i>	+	+	+	+	-	+	-	-	+	-	+	-	+	-	-	-	-	-	1
<i>C. (Rondiceras) milashevici</i>	+	+	+	-	-	+	-	+	-	+	-	+	+	-	-	-	-	-	1,33
<i>Cadoceras sublaeve</i>	-	+	+	-	-	-	-	+	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	0,4
<i>Cadoceras bryocostilatum</i>	-	+	+	-	-	-	-	+	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	0,4
<i>Cadoceras schumarovi</i>	-	+	+	-	-	-	-	+	+	-	+	-	-	-	-	-	-	-	0,55
<i>Cadoceras simulans</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	0,07
<i>C. (Eichwaldiceras) carinatiforme</i>	-	-	+	-	-	-	-	+	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	0,27
<i>C. (Eichwaldiceras) carinatum</i>	+	+	+	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	+	-	0,55
<i>C. (Protolongaeviceras) arcticoides</i>	-	+	+	+	-	+	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	0,55
? <i>C. (Protolongaeviceras) pomeroyense</i>	-	+	+	+	-	+	-	+	+	-	-	-	-	-	-	-	+	-	1
<i>Cadochamousetia tschernischewi</i>	-	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	0,27
<i>Cadochamousetia. surensis</i>	-	+	+	+	-	+	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	0,55
<i>Cadochamousetia subpatruus</i>	+	+	+	+	+	+	+	-	-	-	+	-+	-	-	-	-	-	-	1,5
<i>Chamousetia stuckenbergii</i>	+	+	+	+	+	+	+	-	-	-	+	-+	-+	-	-	-	-	-	1,66
<i>Eboraciceras dissimile</i>	+	+	+	+	-	+	-	-	+	-	+	-	-	-	-	-	+	-	1,33
<i>Dolganites sibiricus</i>	-+	+	+	+	-	+	+	-	+	+	-	+	-	-	-	-	+	-	1,66
<i>Pavloviceras pavlovi</i>	-	+	+	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	0,4
<i>Funiferites allae allae</i>	+	+	+	-	-	-	-	-	+	-	+	-	-	-	-	-	+	-	0,75
<i>Funiferites allae compressum</i>	+	+	+	+	-	-	-	-	+	-	+	-	-	-	-	-	+	-	1
<i>Funiferites patruus</i>	+	+	+	+	+	+	+	-	+	-	+	-	-	-	-	-	+	-	2,5
<i>Funiferites funiferus</i>	+	+	+	+	+	+	+	-	-	+	+	-	+	+	-	-	+	-	3,66
<i>Longaeviceras praesteno lobum</i>	+	+	-	+	-	+	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	0,55
<i>Longaeviceras stenolobum</i>	+	+	+	+	-	+	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	0,75
<i>Longaeviceras alpha</i>	+	+	+	+	+	+	-	-	-	-	+	+	-	-	-	-	-	-	1,33

<i>Longaeviceras gr. nikitini</i>	+	+	+	+	+	+	-	-	-	-	+	+	-	+	1,5
<i>Stenocadoceras</i>	+-	+	+	+	+	+-	+-	-	-	-	+	-	-	+-	1
<i>Lamberticeras henrici</i>	+	+	+	+	+	+	-	-	-	-	+	+	-	+	1,8
<i>Lamberticeras praelamberti</i>	+	+	+	+	+	+	+-	-	+-	-	+	+	+-	+	2,4
<i>Lamberticeras lamberti</i>	+	+	+	+	+	+	+-	-	+	-	+	+	+-	+	3
<i>Lamberticeras pseudolamberti</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	-	+	+	+-	+	6,5
<i>Cardioceras (Scarburgiceras)</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	-	+	+	+	+	13

Одно-двулинейный подход филогенетической реконструкции основан на систематике таксонов по одностороннему принципу: либо на основе ПП (для раннекекловейских таксонов) или на основе АП (для средне- и позднекекловейских). Нежелательными следствиями этой методики являются:

1. *Синонимия таксонов, которые являются на самом деле самостоятельными.* Примерами такого рода в литературе является объединение по АП (синусоидальный изгиб ребер на вентере) и стратиграфическому критерию в род *Lamberticeras* родов *Eboraciceras*, *Pavloviceras*, *Eichwaldiceras* и др. и в род *Longaeviceras* некоторых *Stenocadoceras*, *Cadoceras* s.str., *C. (Rondiceras)*.

2. *Омоложение (при систематике по АП) или удревание (при систематике по ПП) возраста таксонов (и соответствующих отложений).* Так, Дж. Калломоном (Callomon 1984b) келловейские отложения Южной Аляски, содержащие *C. wosnessenskii* (Grew.) (ИА=0,71), *C. tenuicostatum* Iml. (ИА=0,75), *C. doroschini* Eichw. (ИА=0,5) и некоторые *C. (Paracadoceras)* (ИА=0,3) (эти виды сочетают несколько ПП), датирует нижним келловеем. Этот вывод противоречит полевым данным американских авторов (Imlay, 1953a,б и др., Hall, Poulton, 2019), согласно которым указанные виды находятся в комплексе со *Stenocadoceras* (ИА=0,77) и другими среднекекловейскими видами. Также эти виды (или близкие к ним) найдены в среднем келловее Европейской России, что подтверждает их более молодой возраст.

3. *Построение противоречивых филогенетических реконструкций.* Например, происхождение *Longaeviceras stenolobum* (Keys. emend Nik.) (ИА=0,625) часто (Ломинадзе 1982; Меледина 1994; Митта 2000) или *Stenocadoceras* (ИА=0,77) (Меледина 1994) выводится от *C. (Rondiceras) milashevici* (Nik.) (ИА=1,4), что означает вторичное появление набора ПП от предков, которые их утеряли, что маловероятно. Настоящие переходные формы к *Longaeviceras stenolobum* найдены в разрезах Европейской России (*C. arcticoides* Kiselev et Meledina, (ИА=0,5). То же самое касается предположений о происхождении *C. (Rondiceras)* (ИА=1,4) от *Chamoussetia* (ИА=2,25) (Меледина 1994) и *C. (Paracadoceras)* от *Quenstedtoceras* (Ломинадзе 1982), которые, вдобавок, не подтверждаются и стратиграфическими данными.

Одно-двулинейная модель эволюции келловейских *Cardioceratidae*, в отличие от “кустистой” представляет пример горизонтальной систематики, где таксономические

группы видового и более высокого ранга являются не столько реальными таксонами, а скорее градами (гомологическими рядами Копа), но обозначенными по принципам линнеевской систематики. Грады могут состоять из разновозрастных таксонов (это хорошо видно на **рис. 1.2.2**), что может служить причиной ошибочной корреляции. Многолинейная модель не имеет подобных особенностей и представляется более приемлемой.

Обоснование многолинейной модели возможно как при условии изученности стратиграфического распространения видов, выявления степени соотношения АП и ПП, так и сравнительно-морфогенетических исследований. Последнее позволяет достоверно различать параллельные таксоны или филолинии.

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

1. **Нефилогенетическая искусственная систематика (НИС)**: группировка таксонов исключительно по поверхностному конвергентному сходству без учета филетического родства. К ним относятся первые классификационные модели додарвинского периода, а также и более поздние варианты. Например, объединение в один род аммонитов с оксиконической раковиной из плинсбаха (*Amaltheus*) и оксфорда (*Cardioceras*) (Neumayr, 1875; Никитин, 1878) (**рис. 1.2.1**).

2. **Филогенетическая искусственная систематика (ФИС)**: выделение таксономических границ осуществляется на основе предполагаемого родства, но установление прямой филетической преемственности производится между итеративно возникающими диахронными или изохронными таксонами по параллелизмам, с игнорированием стратиграфических диастем между ними. При этом в одну филему могут быть помещены или только апоморфные таксоны или плезиоморфные. Примером таких построений может служить модель происхождения оксфордских аммонитов группы *excavatum* (род *Cardioceras*) от раннекелловейской группы *Chamousseti* (род *Chamoussetia*) или позднекелловейского вида *Am. galdrinus* (*Funiferites*) от *Am. stuckenbergi* (род *Chamoussetia*) (Никитин, 1878; Соколов, 1912). Современным таким примером может быть выведение от рода *Arcticoceras* (нижний-средний бат) рода *Chamoussetia* (Callomon, Wright, 1989) или аммонитов группы *pawlowi* (род *Eckhardites*, нижний келловей) (Митта,

1999; 2000; 2009). Положение последней группы в составе семейства Cardioceratidae или Macrocephalitidae до сих пор является предметом дискуссий.

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

3. **Филогенетическая естественная систематика (ФЕС)** – группировка таксонов в филолинии, при которой одна и та же филолиния может содержать как апоморфные (в дистальной части филолинии), так и плезиоморфные таксоны (в проксимальной части).

3а - *Филогенетическая естественная формализованная систематика (ФЕФС)* - группировка субтаксонов соответствует стратиграфическому и морфологическому критерию, но производится по невалидным таксонам или не отвечает принципу основного звена (Руженцев, 1962) и эмпирически установленным тенденции развития той или иной группы. Например, построению филолинии *C. (Rondiceras) - Longaeviceras* (Ломинадзе, 1982; Меледина, 1994) или *C.(R.) milashevici - L. stenolobum* (Митта, 2000) противоречит тенденция полной утраты скульптуры у *C.(R.) milashevici*. Соответственно, *L. stenolobum*, обладающий хорошо развитыми ребрами, причем с более плезиоморфными характеристиками, чем у предков *C.(R.) milashevici*, находящихся в основании филолинии *C.(Rondiceras)* (фаза Koenigi), не может быть потомком последнего. Такую преемственность следует рассматривать как филогенетически запрещенную.

3б - *Филогенетическая естественная неформализованная систематика (ФЕНС)*. Это система, учитывающая все вышеперечисленные требования и, как следствие, наименее субъективная. Но это не означает, что она не может быть ошибочной. Например, происхождение *Cadoceras* s. str. производится от разных предков В. В. Митта (2016) и Д.Б. Гуляевым (2005) примерно с одинаковой степенью обоснованности (см. ниже). Тем не менее, только одна из этих версий систематики (**рис. 1.2.1, продолжение 1,2**) может быть правильной или же между ними может быть компромисс по принципу дополнительности.

В наибольшей степени ФЕНС-моделям могут соответствовать фрагменты филетических последовательностей, хорошо изученные в небольших стратиграфических интервалах, например в филолиниях *Cadoceras – C.(Rondiceras)*, *Cadochamousssetia – Chamousssetia*, *C.(Protolongaeviceras) - Longaeviceras – Lamberticeras*, *Cadoceras -*

*Funiferites*. Систематика остальных групп кадоцератин остается в той или иной степени искусственной и (или) формализованной.

В таксономических системах различных авторов возможно сочетание вышеперечисленных типов классификаций для любых ее узлов. Искусственность и формализованность таксономических моделей – неизбежный этап изучения какой-либо группы организмов. С получением новых данных, когда распознаются параллелизмы, восстанавливаются промежуточные филетические звенья, закрываются стратиграфические пропуски между членами одной филолинии, их систематика становится все более естественной и неформализованной. Так, первая модель филогенетического соотношения видов кардиоцератид, предложенная С. Н. Никитиным (1878), вообще не содержит пригодных филетических связей (1.2.1).

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

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

В последующих исследованиях число достоверных связей увеличивается как для видовых, так и родовых моделей. В основном, они характерны для хорошо изученных групп кадоцератин, последовательность которых прослежена без пропусков в разрезах на инфразональном уровне за последние два десятилетия. Остальные связи являются реконструкциями, достоверность которых может измениться в любую сторону после дополнительного изучения таксонов. Так, схема Киселева (2001в) во многом изменилась

после получения новых данных по нескольким группам кадоцератин (**рис. 1.2.1, продолжение 4**), при этом некоторые связи теперь рассматриваются как выделенные искусственно (ФИС) или формально (ФЕФС), однако другие вошли в категорию ФЕНС-моделей. В целом, за все время изучения бат-келловейских кардиоцератид в результате накопления новых данных качество филогенетических моделей неуклонно растет, что свидетельствует о том, что формирующаяся систематика этой группы испытывает явный прогресс.

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

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

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

### **1.2.2. Систематика аммонитов и диморфизм**

В настоящее время в систематике таксонов низшего ранга аммонитов широко используется диморфный или полиморфный принцип, в соответствии с которым происходит объединение пригодных таксонов родового и видового ранга, изначально выделенных по различным морфам. Эти морфы могут быть обозначены по-разному в различных работах.

После выхода классической работы Дж. Калломона (Callomon, 1963), посвященной половому диморфизму у аммонитов, в литературе все мелкоразмерные формы обычно принято относить к микроконхам, а крупноразмерные к макроконхам. Между тем авторская трактовка микро- и макроконхов имеет вполне конкретные ограничения. Во-

первых, истинные микро- и макроконхи имеют отличия в форме конечной апертуры (перистома) (Callomon, 1963, p. 28, step 4a). У микроконхов апертура имеет сложную форму: в одних семействах аммонитов она представлена ушками (например, Kosmoceratidae, Oppeliidae), в других – вентральным ростром (Cardioceratidae). У макроконхов конечное устье всегда простое. Таким образом, первое ограничение связано с устьевым критерием. Во-вторых, у микро- и макроконхов основные различия наступают на стадии зрелости, а морфогенез ранних стадий проходит одинаково (Callomon, 1963, p. 28, step 5a) – *морфогенетический критерий*. На примере оппелиид (Palframan, 1969) и кадоцератин (Иванов, 1960; Киселев, 1996) неоднократно показано, что этот критерий для микро- и макроконхов действительно выполняется.

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

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

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

1. Четыре типа морф, различающиеся по числу оборотов, на основе которых установлено два типа диморфизма: А и В (Makowski, 1962). Соответственно, могут быть выделены два морфотипа с крупной раковиной ( $A^1$  и  $B^1$ ) и два с мелкой ( $A^2$  и  $B^2$ ).

2. Макроконхи и микроконхи Дж. Калломона.

3. Мегаконхи А.Н. Иванова.

4. Интерморфы – модифицированные микро- и макроконхи, характеризующиеся смешанным набором признаков обеих морф: макроконхи, обладающие микроконховым устьем, и, наоборот, микроконхи с простым устьем, свойственным макроконхам (Brochwicz-Lewinski, Rozak, 1975, 1976; Enay, 1977). Оба модифицированных типа могут



“обмениваться” друг с другом и другими признаками, например особенностями ребристости.

5. Полиморфные разновидности микро- и макроконхов, различающиеся не только по конечным размерам, но и по другим признакам – по форме оборотов и скульптуре (Tintant, 1977; Marchand, 1977; Charpy, Thierry, 1977).

6. Миниконхи – разновидность микроконхов с меньшим конечным диаметром, выделенная Б.А. Матыем (Matyja, 1986).

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

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

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

В каждую группу могут входить различные интерморфные разновидности.

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

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

Использование концепции полового диморфизма в систематике аммонитов, следствием которого становится ситуация, когда один таксон, выделенный по номенклатурному типу-миниморфу, сводится в синонимику другого таксона, выделенного

по макроморфу (или наоборот), представляется неудачным решением, независимо от состояния, в котором находится систематика данной родовой группы на тот или иной момент времени. С одной стороны, половая природа микро- и макроконхов никогда не будет установлена достоверно по причине специфических свойств палеонтологического материала; аналогичная проблема возникает и в том случае, если признавать его не половую природу. Все современные концепции полового диморфизма у аммонитов (Makowsky, 1962; Callomon, 1963) или полиморфизма (Matyja, 1986, 1994) являются не более чем моделями, объясняющие примеры разнообразия у аммонитов, но не доказательствами его половой природы. В какой-то мере косвенным подтверждением половой природы «классического» диморфизма у аммоноидей служат немногочисленные примеры псевдогермафродитизма с переносом некоторых характерных признаков с одного предполагаемого пола на другой (Parent et al., 2008). При этом в подавляющем большинстве случаев невозможно однозначно соотнести микро- и макроконховые таксоны на видовом уровне. Фактически единственный используемый критерий, по которому микро и макроконхи объединяются в пары - совместная встречаемость (см. напр., Howarth, 2017). При этом известно, что во многих филолиниях скорости морфогенеза у микро и макроконхов различны.

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

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

Не исключено, что разнообразие морфологических типов, связанных с конечными размерами, превышает перечень, известный к настоящему времени, и переходы между разными морфологическими группами могут оказаться сложнее. Например, редукция сложного устья наблюдается у микроконховых перисфинктин при повышении

инволютности раковины, без увеличения конечного диаметра (Brochwicz-Lewinski, Rozak, 1975, p. 56). Также известна филогенетическая смена микроконхов с переходом на другой тип сложного конечного устья. Это можно видеть на примере рода *Propectinatites*, у которого в филогенезе наблюдается смена микроконхов с ушками на микроконхи с вентральным ростром, при этом промежуточное состояние (*P. primitivus*) характеризуется микроконхом без ушек и без ростра, который может напоминать макроконхи (Dzik, 1994).

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

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

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

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

Семейство, подсемейство		Роды, подроды	
		Макроконховые таксоны	Микроконховые таксоны
CARDIOCERATIDAE Stemiradzki, 1891	Arctocephalitinae Meledina, 1968	<i>Artioceras</i> Spath, 1924 (типовой вид <i>Cadoceras subpatruum</i> Nikitin, 1885)	<i>Costacadoceras</i> Rawson, 1982 (типовой вид <i>Cos. bluethgeni</i> Rawson, 1982)
	Cadoceratinae Hyatt, 1900	<i>Cadochamousetia</i> Mitter, 1996 (типовой вид <i>Cadoceras subpatruum</i> Nikitin, 1885)	<i>Pseudocadoceras</i> Buckman, 1918
		<i>Chamousetia</i> Douville, 1912 (типовой вид <i>Ammonites chamouseti</i> Orbigny, 1847)	
		<i>Catacadoceras</i> Bodylevsky, 1960 (типовой вид <i>Catacadoceras laptievi</i> Bodylevsky, 1960)	
<i>Paracadoceras</i> Crickmay, 1930 emend Imlay, 1953 (типовой вид <i>Cadoceras harveyi</i> Crickmay, 1930)	<i>Pseudocadoceras</i> Buckman, 1918 (типовой вид <i>Ps. boreale</i> Buckman, 1918)		

	Cadoceratinae Hyatt, 1900	<i>Cadoceras</i> Fischer, 1882	<i>Cadoceras</i> Fischer, 1882 (типовой вид <i>Ammonites sublaevis</i> J. Sowerby, 1814)	<i>Pseudocadoceras</i> Buckman, 1918	<i>Pseudocadoceras</i> Buckman, 1918 (типовой вид <i>Ps. boreale</i> Buckman, 1918)
			<i>Rondiceras</i> Troitzkaya, 1955 (типовой вид <i>Stephanoceras milashevici</i> Nikitin, 1881)		
			<i>Protolongaeviceras</i> Knyazev, Meledina et Alifirov, 2018 (типовой вид <i>Cadoceras arcticoides</i> Keselev et Meledina, 2004)		
			<i>Protostenocadoceras</i> subgen nov.		
			<i>Eichwaldiceras</i> Buckman, 1920 (типовой вид <i>Ammonites carinatus</i> Eichwald, 1868)		<i>Novocadoceras</i> Sasonov, 1975 (типовой вид <i>N. suraense</i> Sasonov, 1975)
			<i>Funiferites</i> Kiselev et al., 2003 (типовой вид <i>Ammonites funiferus</i> Phillips, 1829)	Не изучено	
	Quenstedtoceratinae Meledina, 1977		<i>Longaeviceras</i> Buckman, 1918 (типовой вид <i>L. longaevum</i> Buckman, 1918)	<i>Pseudolongaeviceras</i> Alyfirov, Кныазев, 2020 (типовой вид <i>Longoceras rararicostatatum</i> Repin, 2002)	
			<i>Dolganites</i> Repin, 2002 (типовой вид <i>Dolganites adzvensis</i> Repin, 2002)	<i>Platylongoceras</i> Repin, 2002 (типовой вид <i>Platylongoceras pechoricum</i> Repin, 2002)	
			<i>Soaniceras</i> Meledina, 1977 (типовой вид <i>Quenstedtoceras (Soaniceras) angustatum</i> Meledina, 1977)	<i>Percacosticeras</i> Kiselev, 1996 (типовой вид <i>Longaeviceras polonicum</i> Callomon, Wright, 1998)	
			<i>Lamberticeras</i> Buckman, 1920 (типовой вид <i>Amm. lamberti</i> Sowerby, 1821)	<i>Quenstedtoceras</i> Hyatt, 1877 (типовой вид <i>Ammonites leachi</i> Sowerby, 1819)	
<i>Eboraciceras</i> Buckman, 1918 (типовой вид <i>Ammonites dissimilis</i> Brown, 1849)					
<i>Pavloviceras</i> Buckman, 1920 (типовой вид <i>Quenstedticeras pavlowi</i> R.Douville, 1912)					
Cardioceratinae Siemiradzki, 1891		<i>Cardioceras</i> Neumayr et Uhlig, 1881	<i>Cardioceras</i> Neumayr et Uhlig, 1881 (типовой вид <i>Ammonites cordatus</i> Sowerby, 1813)	<i>Vertebriceras</i> Buckman, 1920 (типовой вид <i>V. dorsale</i> Buckman, 1920)	
			<i>Scarburgiceras</i> Buckman, 1924 (типовой вид <i>Ammonites scarburgense</i> Young et Bird, 1828)	<i>Protocardioceras</i> Schirardin, 1958 (типовой вид <i>Quenstedtoceras praecordatum</i> Douville, 1912)	
			<i>Scoticardioceras</i> Buckman, 1925 (типовой вид <i>Ammonites excavatus</i> Sowerby, 1815)	Не обозначено	
		<i>Goliathiceras</i> Buckm., 1919	<i>Goliathiceras</i> Buckman, 1919 (типовой вид <i>Nautilus ammonoides</i> Young et Bird, 1828)	<i>Korythoceras</i> Buckman, 1920 (типовой вид <i>K. korys</i> Buckman, 1920)	
			<i>Pachycardioceras</i> Buckman, 1926 (типовой вид <i>P. robustum</i> Buckman, 1926)		
KOSMOCERATIDAE Haug, 1887	Kosmoceratinae Haug, 1887	<i>Kosmoceras</i> Waagen, 1869	<i>Kosmoceras</i> Waagen, 1869 (типовой вид <i>Ammonites spinosus</i> Sowerby, 1829)	<i>Gulielmiceras</i> Buckman, 1920	<i>Spinikosmoceras</i> Buckman, 1924 (типовой вид <i>S. acutistriatum</i> Buckman, 1924)
			<i>Lobokosmoceras</i> Buckman, 1923 (типовой вид <i>Cosmoceras proniae</i> Teisseyre, 1887)		
			<i>Zugokosmokeras</i> Buckman, 1923 (типовой вид <i>Z. zugium</i> Buckman, 1923)		<i>Gulielmiceras</i> Buckman, 1920 (типовой вид <i>Ammonites gulielmi</i> Sowerby, 1821)
			<i>Gulielmites</i> Buckman, 1923 (типовой вид <i>G. conlaxatum</i> Buckman, 1923)		
ASPIDOCERATIDAE Zittel, 1895	Peltoceratinae Spath, 1924		<i>Pseudopeltoceras</i> Spath, 1928 (типовой вид <i>Ammonites chauvinianus</i> Orbigny, 1847)	Не обозначено	
			<i>Peltoceras</i> Waagen, 1871 (типовой вид <i>Amm. athleta</i> Phillips, 1829) <i>Peltoceratoides</i> Spath, 1924 (типовой вид <i>P. semirugosum</i> Waagen, 1875)	<i>Rursiceras</i> Buckman, 1919 (типовой вид <i>Amm. reversus</i> Leckenby, 1859) <i>Parawedekindia</i> Schindewolf, 1925 (типовой вид <i>Amm. arduennensis</i> Orbigny, 1848)	
	Aspidoceratinae Zittel, 1895		<i>Euaspidoceras</i> Spath, 1930 (типовой вид <i>Amm. perarmatus</i> Sowerby, 1822)	<i>Mirosphinctes</i> Schindewolf, 1926 (типовой вид <i>Perisphinctes mirus</i>	

		Bukowski, 1887)
PSEUDOPERISPHINCTIDAE Schindewolf, 1925	<i>Choffatia</i> Siemiradzki, 1898 (типовой вид <i>Perisphinctes cobra</i> Waagen, 1875)	<i>Grossouvria</i> Siemiradzki, 1898 (типовой вид <i>Amm. sulciferus</i> Oppel, 1857)
	<i>Binatisphinctes</i> Buckman, 1921 (типовой вид <i>Amm. binatus</i> Leckenby, 1859)	<i>Okaites</i> Sasonov, 1965 (типовой вид <i>Amm. mosquensis</i> Fischer, 1843)
	<i>Orionoides</i> Spath, 1931 (типовой вид <i>Perisphinctes pseudoorion</i> Waagen, 1875)	Не обозначено
PERISPHINCTIDAE Steinmann, 1890	<i>Perisphinctes</i> Waagen, 1869 (типовой вид <i>Amm. variocostatus</i> Buckland, 1836)	<i>Alligaticeras</i> Buckman, 1923 (типовой вид <i>Amm. alligatus</i> Leckenby, 1859)
		<i>Properisphinctes</i> Spath, 1931 (типовой вид <i>Perisphinctes bernensis</i> Loriol, 1898)
PACHYCERATIDAE Buckman, 1918	<i>Erymnoceras</i> Hyatt, 1900 (типовой вид <i>Amm. coronatus</i> Bruguiere, 1789)	Не обозначено
	<i>Rollierites</i> Jeannet, 1951 (типовой вид <i>Stephanoceras renardi</i> Nikitin, 1881)	Не обозначено
OPPELIIDAE Bonarelli, 1894	<i>Orbignyiceras</i> Gerard et Contaut, 1936 (типовой вид <i>Harpoceras pseudopunctatum</i> Lahusen, 1883) <i>Sublunuloceras</i> Spath, 1928 (type species <i>Harpoceras lairense</i> Waagen, 1875) <i>Zieteniceras</i> Zeiss, 1956 (типовой вид <i>Hecticoceras zieteni</i> Tsytovitch, 1911) <i>Rossienceras</i> Gerard et Contaut, 1936 (типовой вид <i>Harpoceras rossiense</i> Teisseyre, 1883) <i>Aleidia</i> Rouillier, 1913 (типовой вид <i>Ammonites subdiscus</i> Orbigny)	<i>Brightia</i> Rollier, 1922 (типовой вид <i>Amm. hecticus nodosus</i> Quenstedt, 1849) <i>Putealicer</i> Buckman, 1922 (типовой вид <i>Amm. putealis</i> Leckenby, 1859) <i>Lunuloceras</i> Bonarelli, 1894 (типовой вид <i>Amm. lunula auct.</i> = <i>A. fonticola</i> Menke, 1830)

### 1.2.3. Морфы изменчивости и их значение для систематики аммонитов

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

Морфа изменчивости - это проявляющаяся в морфотипе особи или группы особей комбинация свободно варьирующих невидоспецифических признаков, модальности которых могут сочетаться друг с другом любым образом. Некоторые сочетания модальностей могут далеко отклоняться от нормы вида и производят впечатление

глубоких видовых отличий. Именно по таким морфам часто производится выделение новых видов, которые впоследствии оказываются невалидными.

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

Названия морф изменчивости не регламентируются правилами МКЗН, поэтому могут регулироваться по любому принципу. В данной работе морфы называются латинским названием любого пригодного вида, по которому эта морфа была первоначально выделена как самостоятельный таксон. Такая практика наименования морф нередко применяется при ревизии аммонитовых групп (Marchand, 1986; Vonnot, 2002, Киселев, 2020, и др. ) и уже, во многом, является традиционной.

Описание и изучение морф изменчивости удобно проводить с использованием концепции рефрена. Рефрен, по Мейену (1978) - это ряд или последовательность состояний или модальностей признака или класса признаков (мерона), который позволяет описать максимально возможные потенциальные пути его преобразования в филогенезе или в ненаправленно изменяющейся популяции. Для описания морф изменчивости требуется анализ рефренов по всем признакам, которые в той или иной мере рассматриваются или рассматривались как отличительные. Технически, несколько рефренов образуют решетку, позволяющую распознавать сочетания признаков и их модальностей, и на их основе проводить сравнение морф изменчивости или таксонов. Для изучения морф изменчивости решетка рефренов строится по неспецифическим для вида признакам или, при необходимости, с добавлением малоспецифических признаков. К таким признакам у видов аммонитов относятся пропорции поперечного сечения оборотов и раковины в целом, относительный диаметр умбилика (но не тренд его изменения в

морфогенезе), частота и рельефность ребер и др. Сумма неспецифических признаков может меняться у разных таксонов, при этом признак, неспецифический у одного таксона, может быть видоспецифическим у другого таксона. Поэтому для каждого таксона, в котором признаки изменяются по одному и тому же морфологическому тренду - подрода, рода или таксона более высокого ранга, необходимо составление собственной решетки рефренов (хотя, это не значит, что решетки рефренов разных родов должны в той или иной мере не совпадать).

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

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

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

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

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

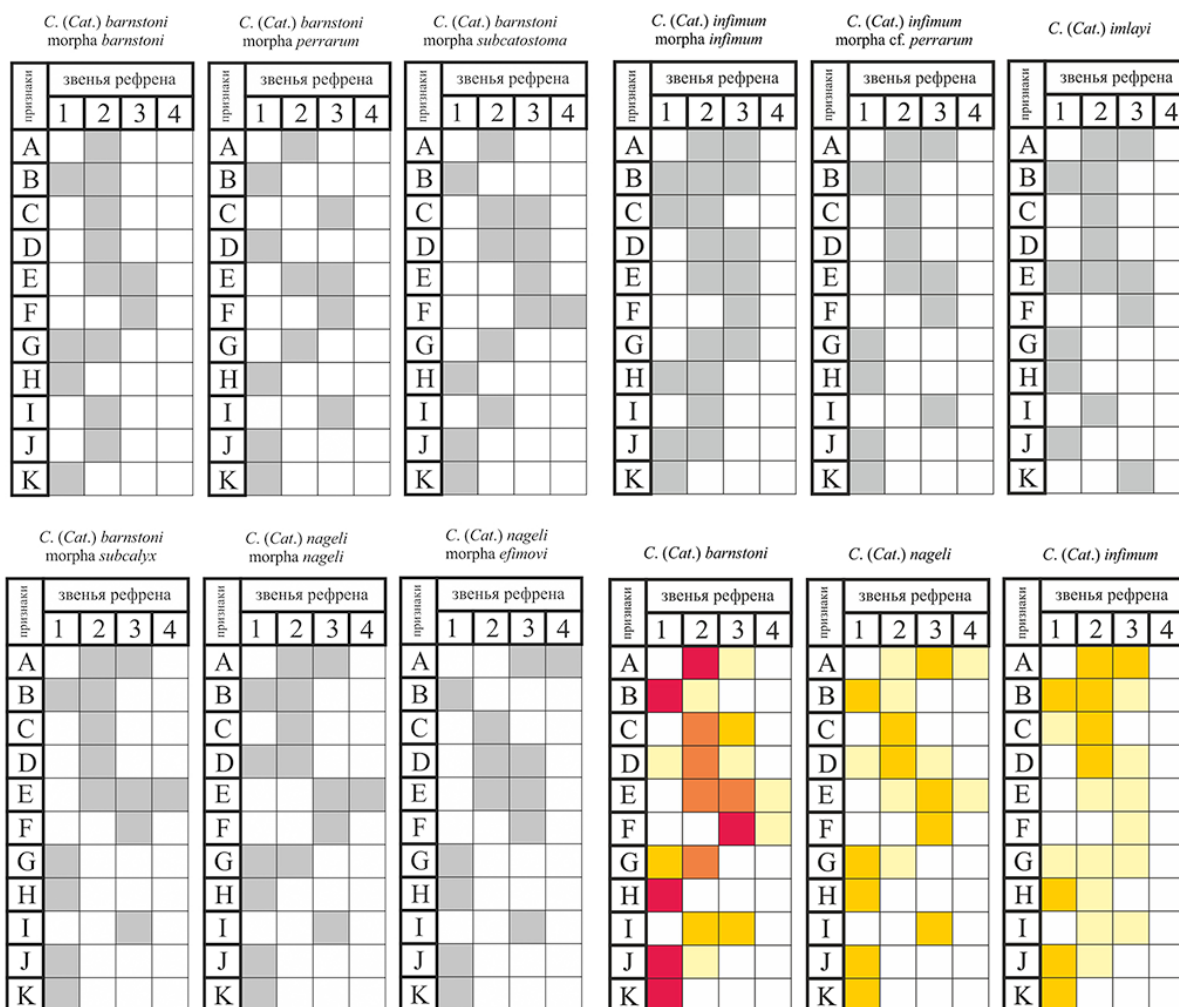
признак или параметр		звенья рефрена			
		1	2	3	4
форма раковины относительно умбилика	A	инволютная	полуинволютная	полуэволютная	эволютная
поперечное сечение оборотов	B	низкое	изометрическое	высокое	очень высокое
форма вентральной стороны	C	субтреугольная	округлая	уплощенная	
плотность ребер	D	низкая	средняя	высокая	
коэффициент ветвления	E	< 2	2	2 или 3	> 3
наклон ребер	F	рурирадиатный	ректирадиатный	прорзиррадиатный	резко прорзиррадиатный
форма ребер	G	прямая	дуговидная	серповидная	
V-изгиб ребер на вентере	H	нет	слабый	сильный	
рельефность ребер	I	слабая	умеренная	сильная	Очень сильная
сглаживание ребер на вентере КЖК	J	нет	слабое	сильное	
стадия гладкой раковины на КЖК	K	отсутствует	Вторая половина КЖК	Средняя часть КЖК	
стадия высоких оборотов	L	не выражена	слабо выражена	выражена	сильно выражена
U%-тренд	M	нисходящий	не выражен	восходящий	нисходящий на ВО

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

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

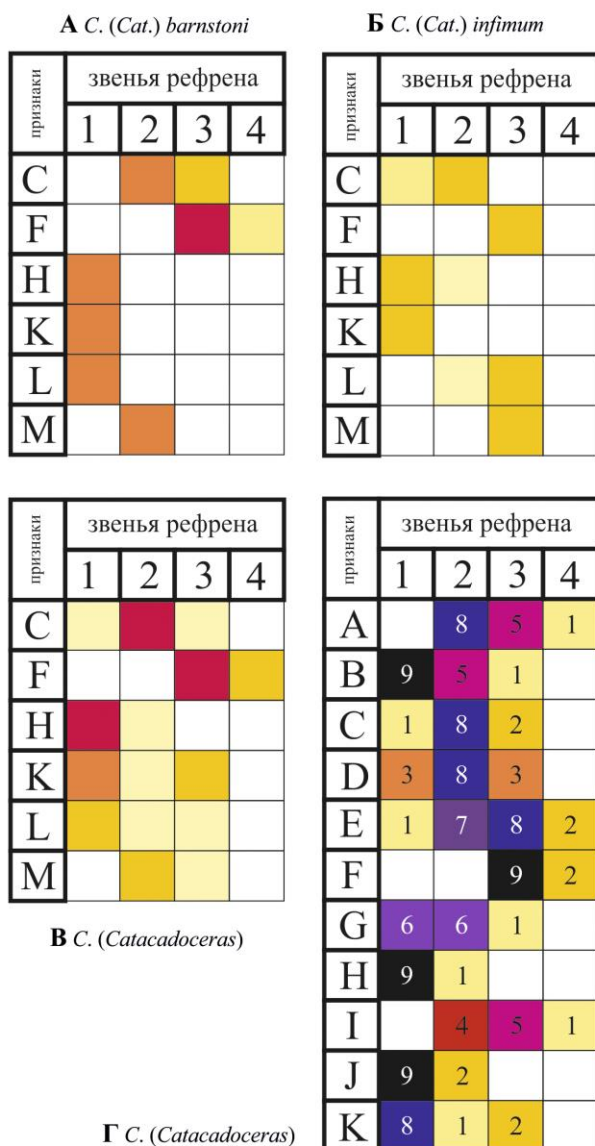
вид или морфа изменчивости	ШРП	ШРП,%	сходство, ср. ар., %	
			с морфами	с видами
<b><i>Cadoceras (Catacadoceras)</i></b>	<b>31</b>	<b>100</b>		
<b><i>C. (Cat.) barnstoni (Meek)</i></b>	<b>22</b>	<b>71</b>		
<i>C. (Cat.) barnstoni morpha barnstoni (Meek)</i>	15	48,4	67	85
<i>C. (Cat.) barnstoni morpha subcalyx Voronetz</i>	14	45	64	87,5
<i>C. (Cat.) barnstoni morpha subcatostoma Voronetz</i>	14	45	67	75
<i>C. (Cat.) barnstoni morpha perrarum Voronetz</i>	12	39	72,3	79
<b><i>C. (Cat.) infimum Gulyaev et Kiselev</i></b>	<b>22</b>	<b>71</b>		
<i>C. (Cat.) infimum morpha infimum Gulyaev et Kiselev</i>	20	64,5	58,7	60
<i>C. (Cat.) infimum morpha cf. perrarum Voronetz</i>	15	48,4		
<b><i>C. (Cat.) nageli (Mitta)</i></b>	<b>19</b>	<b>61,3</b>		
<i>C. (Cat.) nageli morpha nageli (Mitta)</i>	16	51,6	74,6	77
<i>C. (Cat.) nageli morpha efimovi (Mitta)</i>	14	45		
<b><i>C. (Cat.) imlayi nom. nov.</i></b>	<b>15</b>	<b>48,4</b>	66,7	78
<b><i>C. (Cat.) sakharovi Mitta</i></b>	<b>19</b>	<b>61,3</b>	61,3	66,7





**Рис. 1.2.4.** Реализованное пространство признаков (РПП) видов и морф изменчивости подрода *Cadoceras* (*Catacadoceras*) на основе решетки рефренов (см. в табл. 1.2.4). Серой заливкой показано РПП морф изменчивости, разноцветной - РПП видов (разным цветом обозначено количество совпадений морф в одном модуле пространства признаков: светло-желтый - 1, темно-желтый - 2, оранжевый - 3, красный - 4).

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



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

Виды и морфы могут занимать одну и ту же или различную часть потенциального пространства признаков, следовательно, на основе учета числа совпадений рефранных модулей можно оценить степень сходства между видами или морфами. Изучение сходства по рефральной решетке, составленной из малоспецифических признаков, показывает, что морфы изменчивости вида *C. (Cat.) barnstoni* совпадают друг с другом на 57-79% (в среднем, на 68%). Если сравнивать морфы того же вида с другими видами катакадоцерасов, то их сходство будет примерно таким же или даже больше - 58-93% (в среднем 83%). Например, максимальное сходство 93% по неспецифическим признакам наблюдается между нормой *C. (Cat.) barnstoni* и нормой *C. (Cat.) infimum*, в то время как со своими разновидностями *C. (Cat.) barnstoni* сходен в среднем на 68%. Сходство между пятью видами *C. (Catacadoceras)* составляет 60-87% (в среднем, 70%).

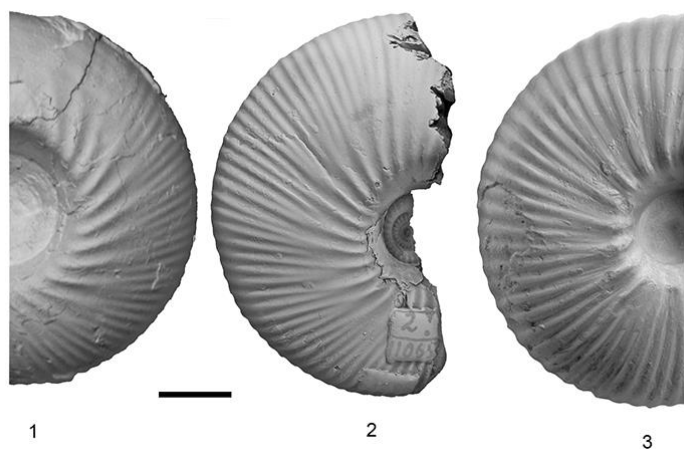
Анализ сходства показывает, что разница между различными морфами одного вида, с одной стороны, и между морфами разных видов, с другой, примерно одинакова или меняется в ту или другую сторону. Это свидетельствует о том, что неспецифические признаки, по комбинации которых выделяются морфы, могут варьировать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

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

**Структура реализованного пространства признаков (СРП)** - это уникальное сочетание наиболее часто повторяющихся модулей в признаковом пространстве вида или более крупного таксона. СРП характеризует морфологическую норму таксона и может быть выявлена у вида при наложении РПП всех морф изменчивости (по малоспецифическим признакам - рис. 1.2.4, фиг. М-О; по видоспецифическим признакам - рис. 1.2.5, фиг. А, Б), а у подрода или рода - наложением РПП видов (рис. 1.2.5, фиг. В, Г). Соответственно, РПП морфы изменчивости само по себе не имеет структуры, но ее изучение позволяет определить структуру РПП вида и, как следствие - видовую морфологическую норму. Поэтому, чем детальнее изучены морфы изменчивости, тем качественнее выделяется структура пространства признаков. Например, у *C. (Cat.) infimum* и *C. (Cat.) nageli* выделено только по две морфы изменчивости, поэтому их СРП определяется рисунком из модулей с двойным наложением или частотой 2 (рис. 1.2.4, фиг. Н, О). СРП вида *C. (Cat.) barnstoni* моделируется по 4 морфам, поэтому структуру образуют модули с различной частотой, от 1 до 4 (рис. 1.2.4, фиг. М).

**Таксономическая специфичность (ТС)** морфы изменчивости определяется числом таксонов, у которых она может быть встречена, а также рангом этих таксонов. В зависимости от ТС морфы изменчивости можно разделить на *узкоспецифичные*, *малоспецифичные* и *универсальные*. Первые характерны только для видов или подвидов, вторые для рода или подрода и третьи - для нескольких родов или подродов. При

описании морф узкоспецифичные морфы обозначаются в прямой номенклатуре, неспецифичные - в открытой. Например, одна из морф вида *C. (Cat.) barnstoni*, выделенная по младшему синониму *C. (Cat.) perrarum* Voronetz, должна называться *C. (Cat.) barnstoni* morpha *perrarum* Voronetz. У другого вида того же подрода она будет обозначена как *C. (Cat.) infimum* morpha cf. *perrarum*. В данном случае открытая номенклатура свидетельствует о том, что данная морфа только похожа на морфу другого вида, но не тождественна ей. Отсутствие тождества двух морф изменчивости подтверждается различной конфигурацией и ширитой их РПП (рис. 1.2.4, фиг. Б, З). Наоборот, их подобие определяется величиной сходства по ключевым признакам.



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

Неспецифичные морфы изменчивости (малоспецифичные и универсальные) имеют большое значение как для систематики, так и для стратиграфии. В систематике игнорирование таких морф может привести к неоправданной синонимии и неправильной диагностике видов и даже родов и, как следствие, стратиграфического возраста. В первую очередь это свойственно для универсальных морф, в особенности для тех, чьи диагностические особенности наиболее характерны для какой-то одной (а не всех изученных) стадии морфогенеза. Если такие морфы встречаются у представителей разных подродов или родов в различных стратиграфических интервалах, то путаница в их распознавании может привести к серьезным стратиграфическим ошибкам. Примером таких морф могут служить три вида: *Cadoceras calyx* (верхний бат Арктики), *C. (Cadoceras) proniense* (верхи нижнего келловея - низы среднего Ц. России), *C. (Protostenocadoceras) wosnessenskii* (верхи нижнего келловея Ю. Аляски). Эти виды иногда почти неотличимы на стадии высоких оборотов и начальных взрослых оборотах с изометрическим сечением, покрытых скульптурой (рис. 1.2.6). Последняя состоит из изящных ректирадиатных или слабо прорзиррадиатных пучковидных трехветвистых ребер,

иногда чередующихся с двухветвистыми и вставными. Эту морфу условно можно назвать *morpha wosnessenskii* (по старшинству названия). Она характерна, как минимум, для трех видов и двух подродов, но, вероятно, их число больше. Обнаружение такой универсальной морфы в разрезе со скудной палеонтологической охарактеризованностью дает повышенный риск стратиграфической ошибки, вплоть до подъяруса.

Рассмотренные примеры показывают, что одна из причин (возможно, основная) выделения невалидных видов исследователями состоит, как минимум, в переоценке таксономического веса неспецифических признаков, используемых в систематике. Такая переоценка естественна на первых стадиях изучения таксона, но в дальнейшем должна преодолеваться. Выделение морф, описывающих изменчивость по комплексу признаков, является одним из путей преодоления подобного рода затруднений.

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

#### **1.2.4. Изменчивость скорости морфогенеза и систематика**

Неодинаковость темпов изменения различных признаков одного и того же организма в онтогенезе или филогенезе – фундаментальный принцип концепции гетерохроний, который постулировался в большинстве работ теоретического плана на эту тему (Cope, 1868; Северцов, 1921; 1939; de Beer, 1930; 1940; Шмальгаузен, 1935; 1938; Gould, 1977; McNamara, 1986 и др). На основании этого принципа предложено различать общую (или глобальную) гетерохронию, осуществляющуюся в масштабе всего организма, и диссоциированную (локальную, мозаичную) гетерохронию, которая проявляется лишь у отдельных признаков (McKinney, 1984; McKinney, McNamara, 1991). Этот же принцип применяется при анализе других разновидностей гетерохроний. В частности, возможность диссоциированного развития признаков предполагается в большей степени для неотении, постдисплейсмента, акселерации, предисплейсмента, и, в меньшей степени, для прогенеза

и гиперморфо́за (McNamara, 1986). В крайнем выражении такая мозаичность может привести к ситуации, когда в онтогенезе одного и того же организма по одним признакам происходит задержка развития, а по другим – ускорение (Леонова, 2012; McNamara, 2012).

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

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

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

Изменчивость скорости развития у кардиоцератид, как и у других аммонитов, выражается неодновременным появлением у разных особей характерных признаков, по которым может осуществляться периодизация морфогенеза (онтогенеза). Для изучения изменчивости в качестве универсального хронометра развития используется диаметр раковины (по Иванов, 1945б, 1976), относительно которого фиксируется появление или исчезновение того или иного признака. Замедленное развитие признаков приводит к тому,

что морфотип, характерный в норме для более ранних оборотов, наблюдается у некоторых особей при большем диаметре раковины (брадиморфия [Schmidt, 1926]). В отдельных случаях задержка развития может привести к увеличению терминальных размеров или брадигеронтии (Teisseyre, 1889 emend. Митта, 1990). Ускоренное развитие приводит к появлению характерных признаков при меньшем диаметре (тахиморфия [Schmidt, 1926]) или уменьшению диаметра терминальной раковины (тахигеронтия [Teisseyre, 1889 emend. Митта, 1990]). Соответственно, в выборке можно различать, с одной стороны, брадигеронтные, нормогеронтные и тахигеронтные экземпляры, и, с другой - брадиморфные, нормоморфные и тахиморфные. Норма развития определяется по среднестатистическим показателям.

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

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

Изменчивость скорости морфогенеза является одной из основных причин появления внутривидовых морф изменчивости. Их разнообразие разобрано в данной главе, а также в главе 1.5. и ранее на примере рода *Arcticoceras* (Киселев, 2020б), а также аммонитов других семейств (Киселев, Рогов, 2018).

### 1.3. Длина жилой камеры

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

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

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

Среди российских исследователей первое указание на ДЖК при описании юрских аммонитов, по всей вероятности, принадлежит С.Н. Никитину (1881, 1884). При характеристике видов рода *Amaltheus* Никитин (1878) использует понятие «жилая камера», но не дает указания на ее длину ни для рода, ни для входящих в него видов. В более поздних работах он использует длину жилой камеры для характеристики вида *Amaltheus lamberti* (Никитин, 1881) и рода *Cadoceras* (Никитин, 1884). Этот признак использовали также в своих описаниях Н.П. Вишняков (Vischiakoff, 1878; 1882), И. Лагузен (1883), А. П. Павлов (Павлов, 1886; Pavlow, Lamplugh, 1892) и А.О. Михальский (1890). Последний изучал изменчивость ДЖК и отметил, что этот признак не является устойчивым для диагностики родов (ibid., с.



286). После этих работ, являющихся классическими, упоминание ДЖК в последующих исследованиях стало широко распространенной практикой. Однако количество таксонов родового и видового ранга, для которых приводится ДЖК, отличается у различных исследователей (табл. 1.3.1). В приведенной выборке публикаций 63% авторов указывают ДЖК для менее чем половины описываемых в их монографиях родов. Для видов этот показатель составляет 54%.

Таблица 1.3-1. Использование признака длины жилой камеры (ДЖК) при описании аммонитовых таксонов в некоторых монографиях, посвященных систематике юрских или меловых аммонитов.

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

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

Насколько возможно построение моделей филогенеза и систематики аммонитов с учетом сходства и различий в ДЖК? Очевидно, что ответ на этот вопрос может быть получен лишь после изучения изменчивости этого признака на родовом и видовом уровне<sup>1</sup>. При высоком уровне изменчивости внутри рода и низкой внутривидовой изменчивости ДЖК следует рассматривать как хороший диагностический признак и наоборот. Соотношение различных форм изменчивости может различаться в разных семействах, однако

<sup>1</sup> Здесь и далее понятие изменчивости используется не только для описания внутривидовых вариаций, т.е. в классическом смысле, но и для изучения вариабельности признака внутри рода. Это связано с тем, что границы палеонтологических видов (в данном случае аммонитов), часто носят условный характер, поэтому не всегда таксоны разного ранга можно надежно отделить друг от друга.

существующие примеры исследований в этом направлении свидетельствуют о том, что внутривидовая изменчивость может быть весьма значительна. Так, уже А. Хайет показал, что изменчивость ДЖК в отдельных видах семейства *Arietidae* настолько велика, что этот признак невозможно использовать для систематики (Hyatt, 1877, p. 362).

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

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

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

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

### **1.3.1. Материал и методика**

Материалом для данной работы послужили изображения конечных и временных жилых камер, полученные по экземплярам из различных коллекций и публикаций. Основной

объем выборки составляют конечные жилые камеры (КЖК). Их распознавание не представляет трудностей, если на раковине присутствует терминальная перегородка, предустьевого пережим и другие признаки (Potresckj, 1894; Руженцев, 1962; Callomon, 1963). Если же у конечной жилой камеры не сохранился не только устьевой край, но и предустьевого пережим, то измерение угловой длины может быть проведено на основе других маркирующих признаков. В частности, у многих кадоцератин на КЖК происходит плавное уменьшение толщины умбиликальной стенки в 1,2-1,7 раза (до 50-80% от максимальной толщины) перед устьем (табл. 3, фиг. 1-3; табл. 4, фиг. 3,4; табл. 5, фиг. 1,2). Одновременно, изменяется угол умбиликальной стенки: вблизи последней перегородки он почти перпендикулярен плоскости навивания, а вблизи конечного устья имеет небольшой наклон, иногда до 30-40 градусов. Эти признаки позволяют достаточно точно рассчитать близость устьевого края.

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

В данной работе используется несколько критериев и способов коррекции длины ВЖК: 1) длина жилой камеры измерена правильно, если на раковине сохраняется временный устьевой край, симметрично выраженный на боковых латеральных сторонах раковины, имеющий правильные очертания и серповидный изгиб (табл. 1, фиг. 4; табл. 2, фиг. 6); 2) для оценки образцов, у которых устьевой край сохранился не полностью, используются референтные образцы хорошей сохранности, которые рассматриваются как норма. Непригодными считаются образцы, у которых ДЖК отличается более, чем на 10% (среднее значения коэффициента вариации для видов) в ту или иную сторону от нормы; 3) если вблизи края неполного устья зафиксировано уменьшение толщины стенки раковины, то такой экземпляр считается пригодным для измерения; 4) ДЖК может быть измерена, даже если жилая камера полностью или частично отсутствует, но на фрагмоне сохраняется умбиликальный шов в виде спиральной линии или полоски. Соответственно, диаметр не сохранившейся жилой камеры вычисляется по аппроксимационным кривым.

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

Для анализа варьирования ДЖК ( $L^\circ$ ) в данной работе используются следующие параметры:

1. Широта варьирования ( $V^\circ$ ) – амплитуда между максимальным и минимальным значением  $L^\circ$ . Применяется для таксонов любого ранга как показатель максимальной вариации.

2. Средняя широта варьирования ( $V_i^\circ$ ) – амплитуда между среднестатистическими максимальным и минимальным значениями  $L^\circ$ . Выражается как сумма стандартных отклонений, вычисляемых отдельно для массивов положительных и отрицательных значений, т.е.  $V_i^\circ = S_x^- + S_x^+$ . Применяется для таксонов любого ранга как показатель нормы максимальной вариации, исключая случайные редкие отклонения и выскакивающие варианты. Этот параметр позволяет различать дискретную и непрерывную изменчивость, а также определять кажущуюся дискретную изменчивость, вызванную случайным «дрейфом» значений в небольшой выборке.

3. Относительная широта варьирования ( $V_r$ ) – отношение широты варьирования подчиненного таксона к широте варьирования таксона более высокого ранга, выраженное в процентах, например:  $V_r = V_{\text{вида}}^\circ / V_{\text{семейства}}^\circ * 100$  или  $V_r = V_{\text{рода}}^\circ / V_{\text{семейства}}^\circ * 100$  (возможны любые комбинации). Этот показатель обозначает диапазон перекрытия таксонов по изучаемому признаку.

4. Темп варьирования ( $V_t$ ) – отношение максимального значения ДЖК ( $L^\circ \text{ max}$ ) к минимальному ( $L^\circ \text{ min}$ ), взятых из одной выборки значений:  $V_t = L^\circ \text{ max} / L^\circ \text{ min}$ . Это безразмерная величина, обозначающая максимальный масштаб увеличения ДЖК (и, соответственно, мягкого тела аммонита) в выборке таксона вследствие изменчивости.

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

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

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

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

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

<i>Arctocephalites</i> Spath	19	19	265,7	265,7	142	52,96	50,17	1,65
<i>Cranocephalites</i> Spath	12	12	230,5	230,5	75	33,46	26,5	1,36
<i>Greencephalites</i> Repin	1	1	355	355	-	-	-	-
<i>Eckhardites</i> Mitta	7	7	238,7	238,7	133	80,3	46,9	1,63

1. *Cadoceras (Cadoceras) ex gr. calyx Spath* - *C. (C.) calyx* Spath, *C. (C.) apertum* Callomon, *C. (C.) simulans* Spath;

2. *Cadoceras (Paracadoceras) ex gr. multiforme Imlay* – раннекембрийские кадоцератины Ю.Аляски и С. Канады, такие как *C. (P.) multiforme* Imlay, *C. (P.) glabrum* Imlay, *C. (P.) comma* Imlay, *C. (P.) harveyi* Crickmay, *C. (P.) wosnessenskii* (Grewingk) sensu Imlay 1953, part., *C. (P.) chisikense* Imlay.

3. *Cadoceras (Catacadoceras) ex gr. infimum Gulyaev et Kiselev* - *C. (Cat.) infimum* Gulyaev et Kiselev, *C. (Cat.) keuppi* (Mitta), *C. (Cat.) nageli* (Mitta), *C. (Cat.) efimovi* (Mitta). В эту группу включено несколько близкородственных или синонимичных видов из Среднего Поволжья со сходным или идентичным стратиграфическим положением в объеме верхнего бата (Гуляев, Киселев, 1999; Mitta, 2005; Киселев, Рогов, 2007).

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

1. *Cranocephalites Spath* - *C. vulgaris vulgaris* Spath, *C. vulgaris var. densicostata* Spath, *C. vulgaris var. compressa* Spath, *C. pompeckji* (Madsen) var. *laevis* Spath, *C. costidensus* (Imlay), *C. rotundum* (Imlay), *C. alaskanus* Imlay, *C. cf. ignekensis* Imlay.

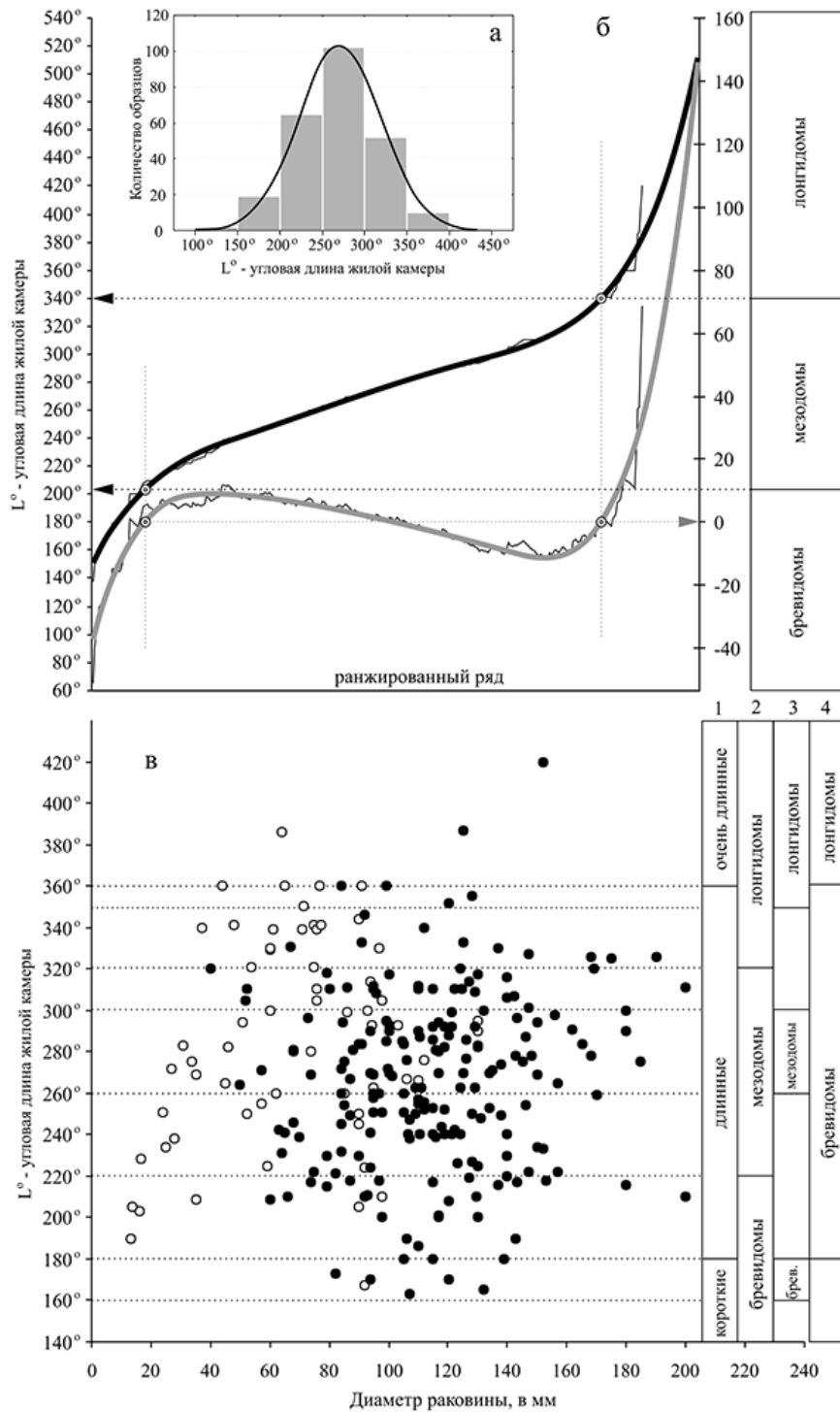
2. *Arctocephalites Spath* – *A. arcticus* (Newton), *A. elegans* Spath, *A. nudus* Spath, *A. spathi* Poulton, *A. callomoni* Poulton, *A. praeishmae* Poulton, *A. amundseni* Poulton, *A. kigilakhensis* Voronetz.

3. *Eckhardites Mitta* – *E. pavlowi* (Smorodina), *E. menzeli* (Mönnig), *E. dietli* Mitta. Данный род, положение которого в семействе Cardioceratidae дискуссионно (Киселев, Рогов, 2007; Митта, 2009), в этот список помещен формально.

### 1.3.2. Вариации ДЖК внутри родов и подродов

Общее распределение ДЖК у ранних кардиоцератид отвечает нормальному (рис. 1.3.1a) и находится в широком интервале значений от 137° до 420°. Среднее значение составляет 268°, поэтому все жилые камеры с меньшей ДЖК могут рассматриваться как

короткие и наоборот. Однако для дальнейшего анализа разнообразия необходимо использовать группировку жилых камер по длине на менее формальной основе.



**Рисунок 1.3.1.**

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

Разработано несколько классификаций длины жилой камеры аммонитов. Первая из них, учитывающая фактическое распределение, использована для палеозойских аммонитов

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

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

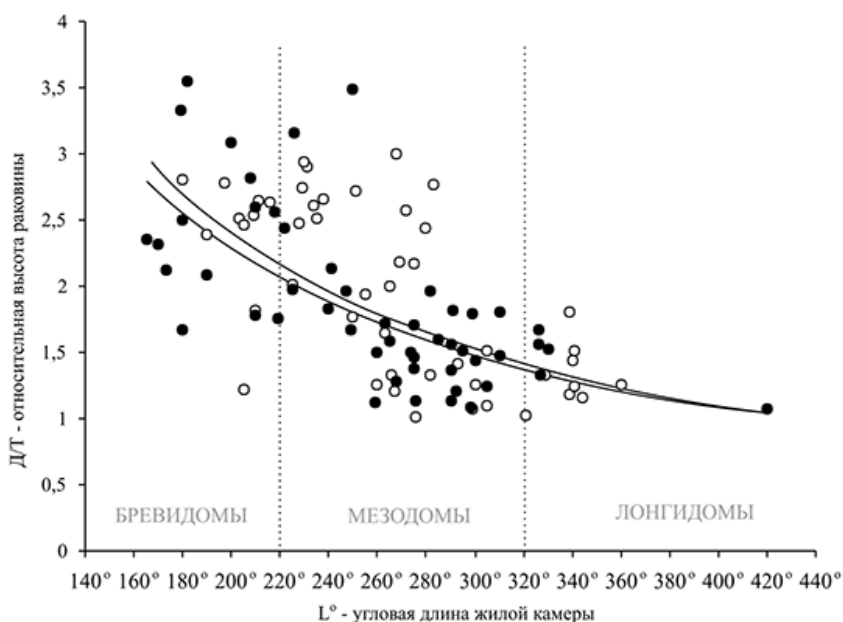
Большинство экземпляров изученных кардиоцератид относится к мезодомной группе (69,2%). Бревидомная и лонгидомная группы имеют примерно равное соотношение и низкое значение - 16,4 и 14,4%. Насколько это распределение отражает внутривидовую изменчивость и связано с таксономическим разнообразием, можно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

Зависимость ДЖК от диаметра раковины в общей выборке полностью отсутствует как в целом, так и в пределах бревидомной, мезодомной и лонгидомной групп (рис. 1.3-1в). Это означает, что никакого морфогенетического тренда, общего для всех изученных кардиоцератид, не существует. Причем, отсутствие какой либо зависимости наблюдается как для конечных жилых камер, так и для жилых камер всех стадий морфогенеза.

Незначительная корреляция наблюдается между ДЖК и относительной высотой или шириной раковины (рис. 1.3.2). Благодаря этому видна тенденция сокращения длины жилой



камеры для дискоконических, оксиконических и платиконических раковин и увеличения ДЖК у раковин кадиконического или пахиконического типа. Первые три типа раковин характерны для родов *Chamoussetia*, *Cadochamoussetia*, *Funiferites*, *Arcticoceras* и *Eckhardites*,



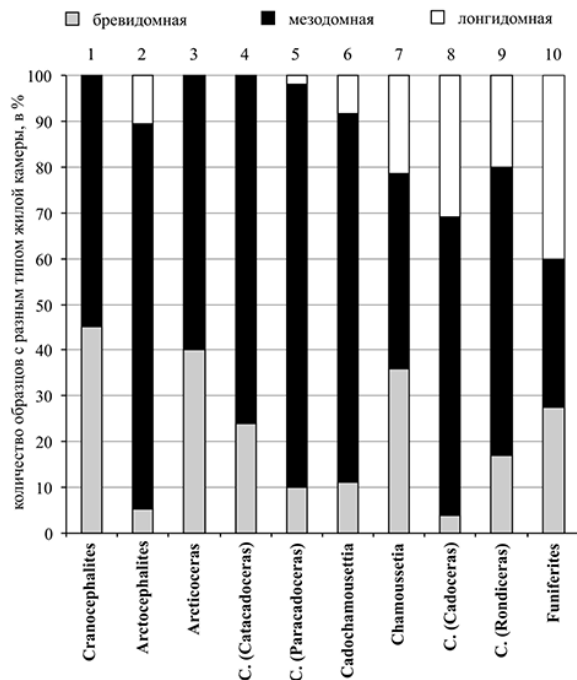
**Рисунок 1.3.2.** Зависимость между относительной длиной жилой камеры и относительной высотой раковины (отношение диаметра раковины к ширине оборота) у кардиоцератид. Черными кружками обозначены конечные жилые камеры, белыми кружками – временные жилые камеры. Линии тренда степенной зависимости даны отдельно для всех образцов ( $R^2 = 0,45$ ) и для конечных жилых камер ( $R^2 = 0,5$ ) (из [Kiselev, 2018]).

другие типы раковин более свойственны *Cadoceras*, *Arctocephalites* и *Cranoccephalites*. Тем не менее, выявленная корреляция настолько мала, что вряд ли может служить доказательством существования зависимости между признаками. Разброс значений ДЖК внутри родов в такой степени высок, что в 8 из 11 изученных родов и подродов наблюдаются экземпляры с жилыми камерами *всех* трех типов, и в 3 из 11 случаев – двух типов (таб. 1.3.3, рис. 1.3.3). И ни один род не обладает жилой камерой только одного типа, что проявляется у большинства родов и подродов кардиоцератид. В едином морфологическом пространстве располагаются *Arctocephalites*, *Cadoceras* s.str., *C.(Paracadoceras)*, *C.(Catacadoceras)*, *Cadochamoussetia*, *Chamoussetia* и *Funiferites*, (рис. 1.3.4). В другом морфологическом поле находятся *Cranoccephalites*, *Arcticoceras* и, в меньшей степени, *Eckhardites*.

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

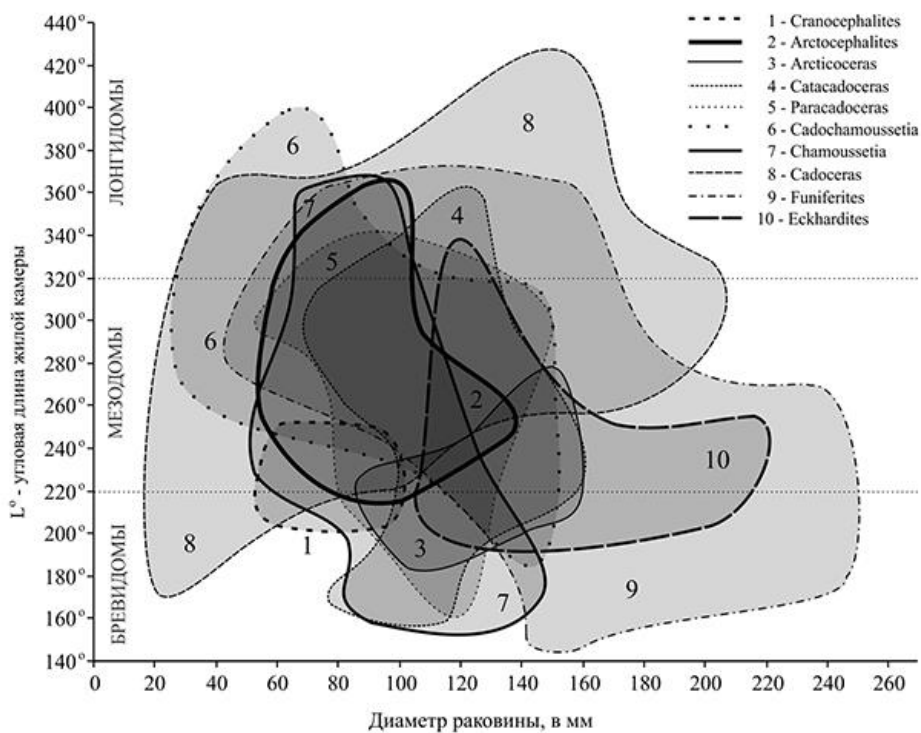
Роды (подроды)	Типы длины жилых камер		
	бrevидомная	мезодомная	лонгидомная
<i>Cranoccephalites</i>	45	55	0
<i>Arctocephalites</i>	5,3	84,2	10,5
<i>Arcticoceras</i>	40	60	0
<i>Cadoceras (Catacadoceras)</i>	24	76	0
<i>Cadoceras (Paracadoceras)</i>	10	88	2
<i>Cadoceras (Cadoceras)</i>	4	65	31

<i>Cadoceras (Rondiceras)</i>	17	63	20
<i>Cadochamousetia</i>	11,2	80,5	8,3
<i>Chamousetia</i>	35,8	42,8	21,4
<i>Funiferites</i>	27,3	31,8	40,9

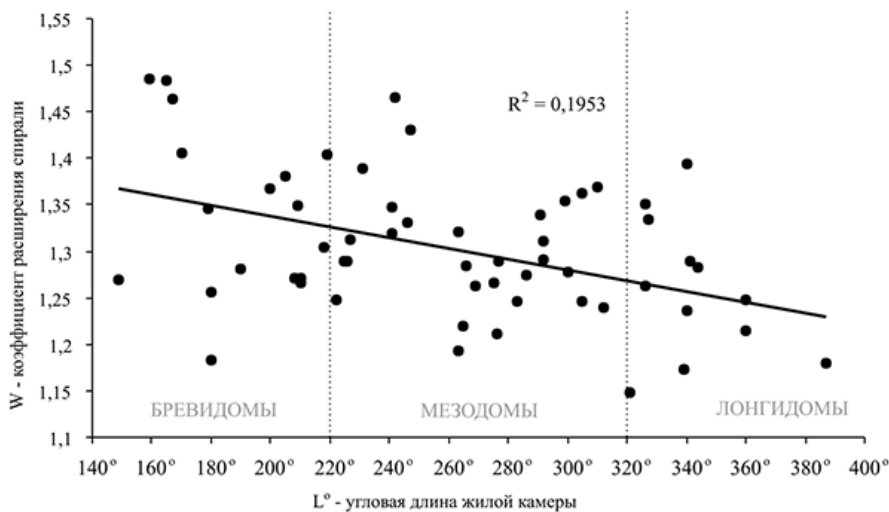


**Рисунок 1.3.3.** Количественное соотношение экземпляров с разным типом жилой камеры у родов и подродов кардиоцератид. Цифрами 1-10 обозначен относительный возраст таксонов, соответствующий их стратиграфической последовательности (из [Kiselev, 2018]).

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



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

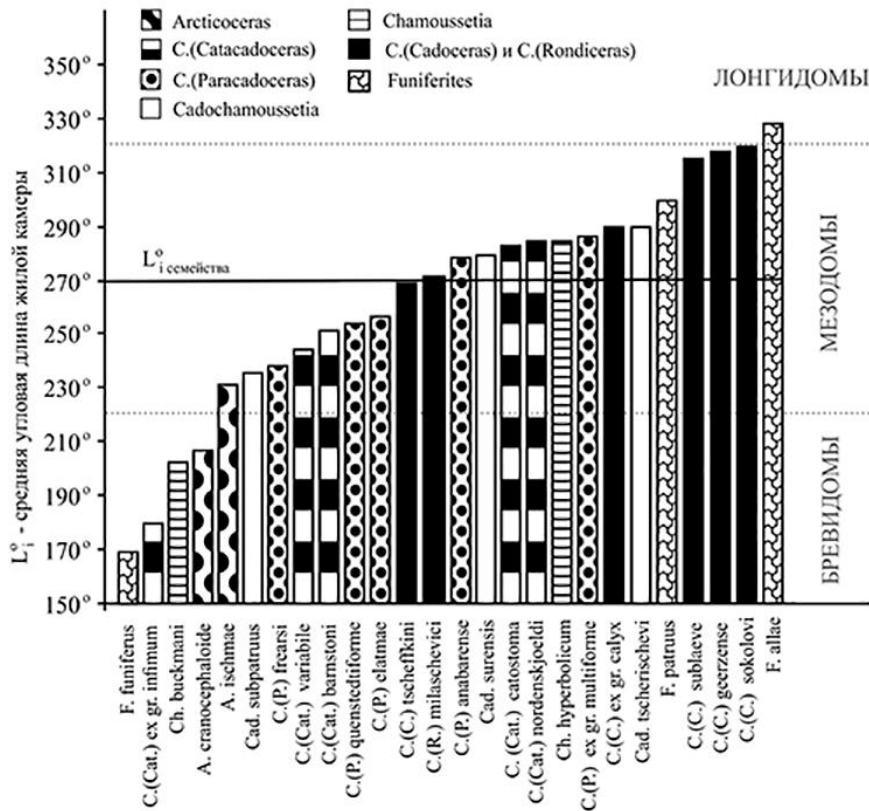


**Рисунок 1.3.5.** Зависимость между угловой длиной жилой камеры и коэффициентом расширения спирали у кардиоцератид (из [Kiselev, 2018]).

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

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

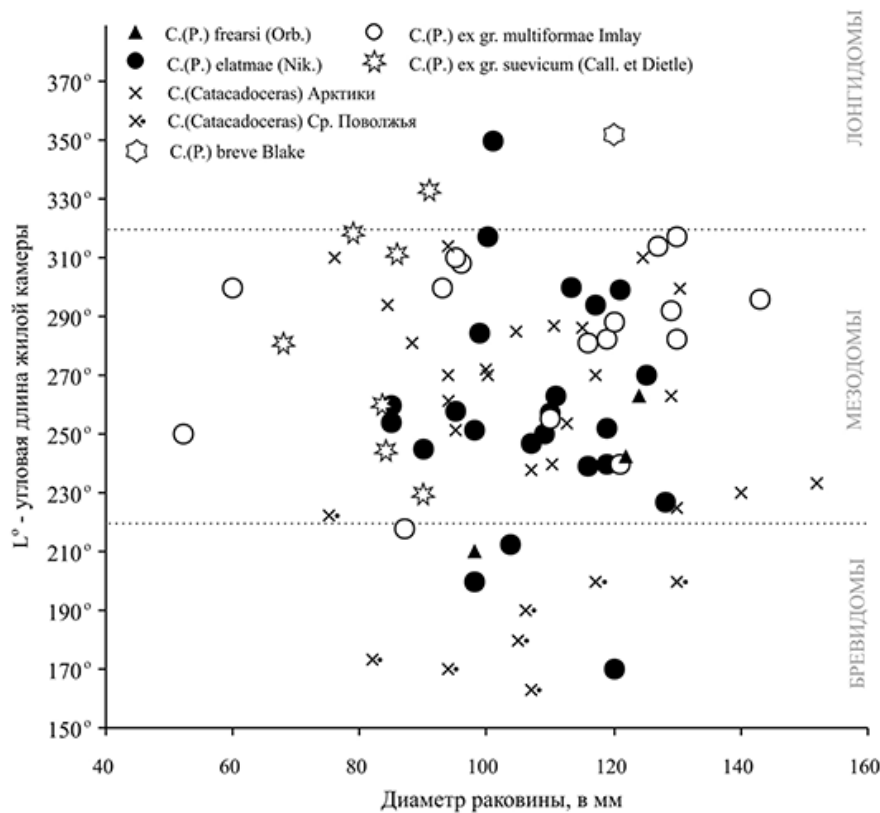
Распределение видов по ДЖК большинства родов и подродов кардиоцератид, в целом, можно охарактеризовать как эвриморфное, т.е. находящееся в широком морфологическом диапазоне, и изоморфное (перекрывающееся у большинства таксонов). Это свидетельствует об отсутствии выраженных различий надвидовых субтаксонов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



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

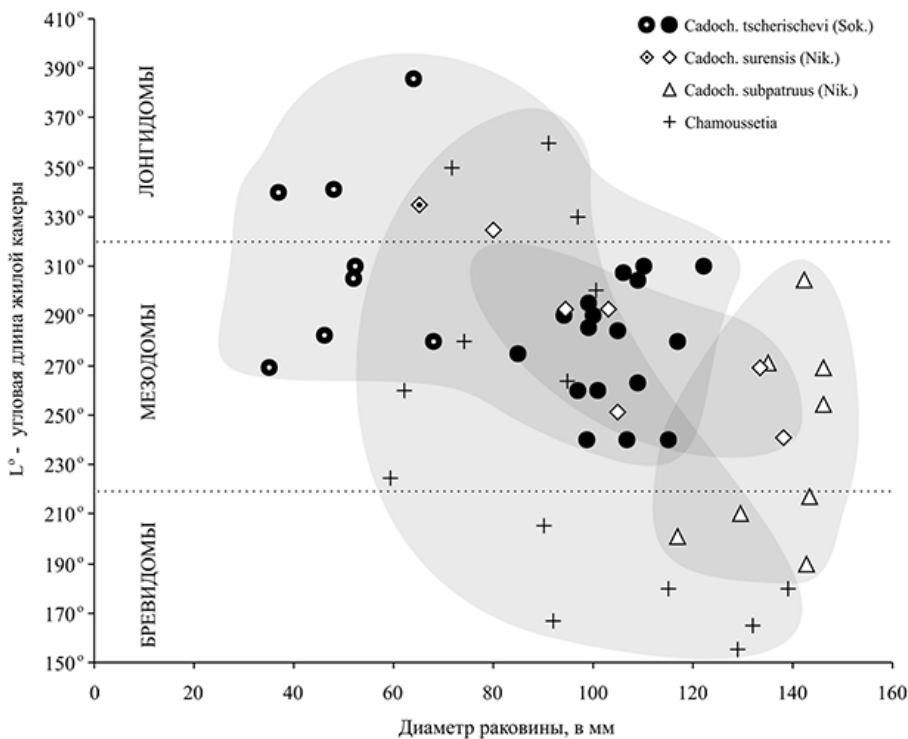
Изучение изменчивости длины жилой камеры позволяет оценить, насколько существенно ковариация этого признака с другими особенностями раковины в различных филогенетических линиях. Выше было показано (рис. 1.3.2), что у ранних кардиоцератид в целом ковариация ДЖК с формой оборотов (в виде отрицательной корреляции) достаточно слаба, чтобы ее можно было рассматривать в качестве правила, наряду с другими законами ковариации (1 и 2 законы ковариации Бакмена). Рассмотрим проявление этого признака на примере филогенетического ряда *Cadochamousetia-Chamousetia*, терминальные члены которого обладают дискоконической и оксиконической раковиной. Принято считать, как на основе эмпирических данных (Mitta, 2005; Митта, 2016), так и по теоретическим расчетам (Hammer, Bucher, 2006), что усиление латерального сужения раковины должно сопровождаться уменьшением ДЖК. В целом, это правило проявляется в роде *Cadochamousetia* постепенным уменьшением средних значений ДЖК (наряду с увеличением латерального сжатия раковины) в филеме *Cad. tschernyschewi* - *Cad. surensis* - *Cad. subpatruus*: 290° - 279,4° - 240°. Между тем, в пределах каждого вида существуют вариации, которые обуславливают существенное перекрытие морфологических полей этих видов (рис. 1.3.8). Жилые камеры *Cad. tschernyschewi* преимущественно мезодомные (86%) и в меньшей степени лонгидомные (14%). У *Cad. surensis* жилые камеры полностью мезодомные, а у *Cad.*

*subpatruus* к этой же группе относится 50% экземпляров, а остальные относятся к бревидомной группе.



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

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



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

Аналогичная ситуация наблюдается в роде *Funiferites*: вид *F. patruus* значительно отличается от *F. allae* формой и пропорциями оборотов, однако соотношение в выборке лонгидомных и мезодомных образцов этих видов почти одинаковое. И только терминальный вид этого рода *F. funiferus* представлен только бревидомными формами.

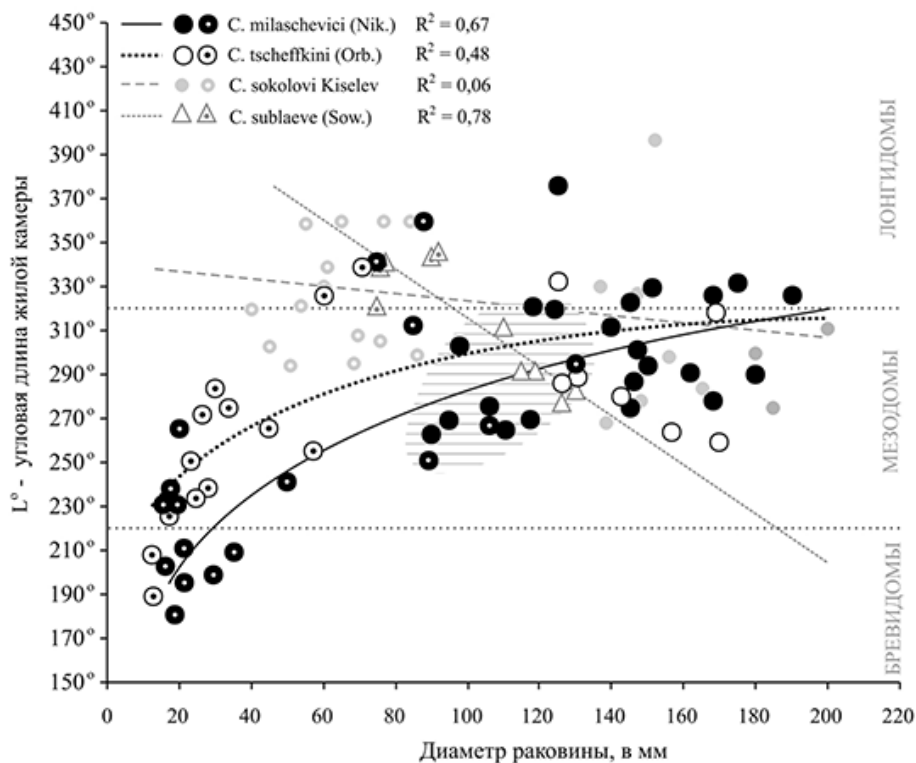
В филогенетической последовательности *Cadochamoussetia-Chamoussetia* и роде *Funiferites* правило ковариации ДЖК с высотой оборотов работает противоречиво, поэтому его диагностическая ценность представляется весьма незначительной.

### 1.3.3. Внутривидовая изменчивость

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

У *C. milashevici* длина жилой камеры может составлять более одного оборота, тем не менее, основная часть выборки взрослых оборотов (кадоцерасовая и терминальная стадии) приходится на мезодомный класс (67% для КЖК). Остальная часть выборки относится к лонгидомному классу (33%). Минимальное значение ДЖК для взрослых оборотов составляет 266°, а максимальное - 397° (табл. 3, фиг. 5). На взрослых оборотах, предшествующих конечной жилой камере, длина ЖК, в целом, меньше, чем на терминальном обороте, поэтому

наблюдается слабая тенденция увеличения длины ЖК в морфогенезе (рис. 1.3.9). Эта тенденция нарушается наличием единичных экземпляров из лонгидомного класса. На средних оборотах, характеризующихся сжатой с боков, иногда дискоконической, раковиной (предкадоцерасовая стадия, по Иванов, 1960) ДЖК значительно короче (до 180-200°), чем на взрослых кадикоконических оборотах, т.е. в эту стадию жилая камера является бревидомной (40% образцов данной стадии) или укороченной мезодомной (60% образцов) (табл. 3, фиг. 4).



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

Таким образом, в морфогенезе *C. milashevici* между высотой раковины и длиной ЖК наблюдается зависимость, которая характеризуется достаточно сильной корреляции ( $r=0,73$ ). Это единственный из изученных видов кадоцератин, у которого морфогенетический тренд изменения ДЖК хорошо выражен. Вероятно, эти изменения объясняются тем, что на предкадоцерасовой стадии у данного вида относительная высота раковины максимальна среди кадоцератин ( $D/T=2,73$ ), в то время как на кадоцерасовой стадии она такая же небольшая, как и у остальных видов, формирующих кадикон во взрослом состоянии ( $D/T=1,1-1,5$ ). У *C. tscheffkini*, филогенетического предшественника *C. milashevici*, на предкадоцерасовой стадии с  $D/T=2,48$  ДЖК тоже короче, чем на терминальной стадии



(конечной жилой камере), но разница между ними менее заметна, чем у *C. milashevici* (рис. 1.3-9).

У остальных кадоцератин длина ЖК остается в морфогенезе более или менее постоянной, например у *C. elatmae* (Бодылевский, 1925), или в той или иной степени закономерно варьирует. Последнее наблюдается также у *C. sokolovi*, базального вида в филеме *Cadoceras* s.str. – *C. (Rondiceras)* (рис. 1.3.9).

У некоторых кадоцератин, например *C. milashevici*, проявляется взаимосвязь между размером раковины и ДЖК на конечной жилой камере: наименьшая длина ЖК чаще всего характерна для карликовых особей с относительно высокими пропорциями терминальной раковины (табл. 3, фиг. 1), в то время как более крупные, брадигеронтные, особи, с относительно широкими оборотами, имеют длинную жилую камеру (табл. 3, фиг. 2, 3). Учитывая общий тренд удлинения ЖК с возрастом у *C. milashevici*, можно предположить, что у карликовых (тахигеронтных) особей проявляется брадиморфия по длине ЖК. Особи с замедленным развитием сохраняют более короткую ЖК, которая не намного длиннее, чем на предкадоцерасовой стадии. Брадиморфные особи находятся в размерном диапазоне  $D=90-130$  мм, представляющим интервал совместной встречаемости тахигеронтных, нормогеронтных и брадигеронтных особей (рис. 1.3.9, заштрихованная область перекрытия).

У *C. elatmae* (при среднем значении  $L^{\circ}=258^{\circ}$  - середине нижней половины мезодомного класса) встречаются экземпляры экстремально бревидомные ( $L^{\circ}=170-200^{\circ}$ ) и лонгидомные ( $L^{\circ}=350^{\circ}$ ). В таком распределении не наблюдается корреляции длины ЖК с размером раковины и пропорциями поперечного сечения (рис. 1.3.7). Однако уменьшение длины ЖК отмечается у экземпляров с брадиморфным состоянием скульптуры (табл. 4, фиг. 1). У тахиморфных и нормоморфных особей жилая камера, как правило, длиннее и достигает максимальных размеров (табл. 4, фиг. 2).

Длина ЖК взрослых оборотов *Cadochamoussetia tchernyschewi* также весьма переменна (рис. 1.3.8). На конечной жилой камере наблюдается тенденция уменьшения ДЖК у относительно высоких раковин (табл. 4, фиг. 3-5), однако выраженной корреляции между этими признаками не найдено. У этого вида для всего морфогенеза прослеживается слабая тенденция уменьшения ДЖК с возрастом: средние обороты располагаются в мезодомном классе (62,5% выборки) и лонгидомном (37,5%), в то время как все измеренные КЖК находятся в мезодомном классе. Наблюдаемая обратная зависимость ( $r=0,45$ ) весьма слаба и может быть лучше изучена при более полной выборке. Однако, даже и на нашем материале хорошо заметно, что она противоположна той, что описана у *C. milashevici*. У

*Cad. surensis* этот же тип зависимости хорошо проявляется даже на незначительном материале: образец на предкадоцерасовой стадии характеризуется лонгидомной ВЖК (табл. 5, фиг. 3), а все конечные жилые камеры относятся, в основном, к мезодомному классу (табл. 5, фиг. 1). При этом у тахигеронтных особей этого вида ДЖК, как правило, длиннее, чем у брадигеронтных и иногда выходит в лонгидомный класс (табл. 5, фиг. 2). В этой связи логично предположить, что удлинение ЖК у карликовых зрелых особей является проявлением брадиморфоза, т.е. замедления развития, как и в случае *C. milashevici*. Если это так, то изменение скорости развития отдельных признаков у разных особей происходит неравномерно: одни признаки развиваются с большей скоростью, другие медленнее, причем в индивидуальных вариациях возможны любые сочетания замедленно и ускоренно развивающихся признаков. У *C. milashevici* и *Cad. surensis* брадиморфия по ДЖК сочетается с тахигеронтностью и тахиморфией по признакам умбилика, в то время как у *C. elatmae* брадиморфия по ДЖК может происходить одновременно с замедлением развития скульптуры независимо от финального размера раковины.

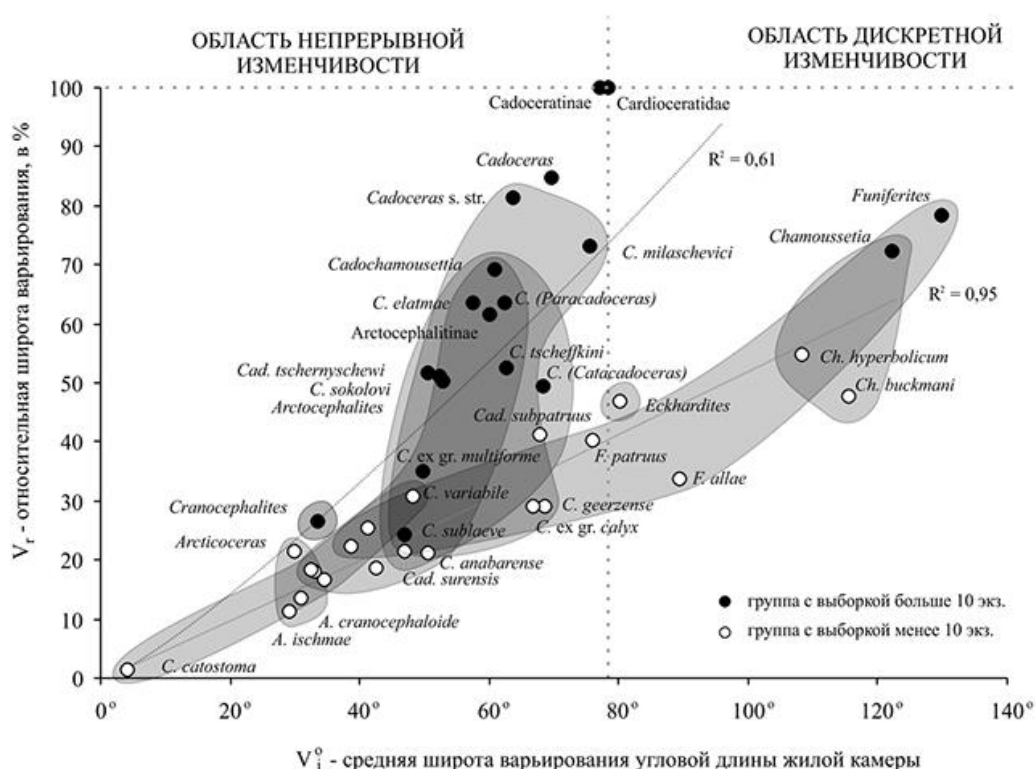
Обратная корреляция между ДЖК и диаметром раковины выявлена и у *C. sublaeve* (рис. 1.3.9): все экземпляры жилых камер средней стадии морфогенеза относятся к лонгидомному классу, а экземпляры с терминальной раковинной – к мезодомному. Неотчетливо эта тенденция просматривается у *C. sokolovi*: лонгидомными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

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

### 1.3.3. Оценка различных типов варьирования

Вариации ДЖК у всех изученных видов кардиоцератид характеризуются, в целом, непрерывным типом изменчивости. Это свидетельствует о том, что длина жилой камеры не относится к признакам, по которым может проявляться полиморфизм или политипизм. В целом, такое заключение справедливо при использовании дробной модели систематики (как в

настоящей статье). Если некоторые виды рассматривать в более широком объеме, вследствие чего их географические ареалы увеличатся, то распределение может стать дискретным. Такую изменчивость будет правильно трактовать как политипическую, как это показано выше на примере арктического вида *C. (Catacadoceras) barnstoni* и его викариатов из Е. России.

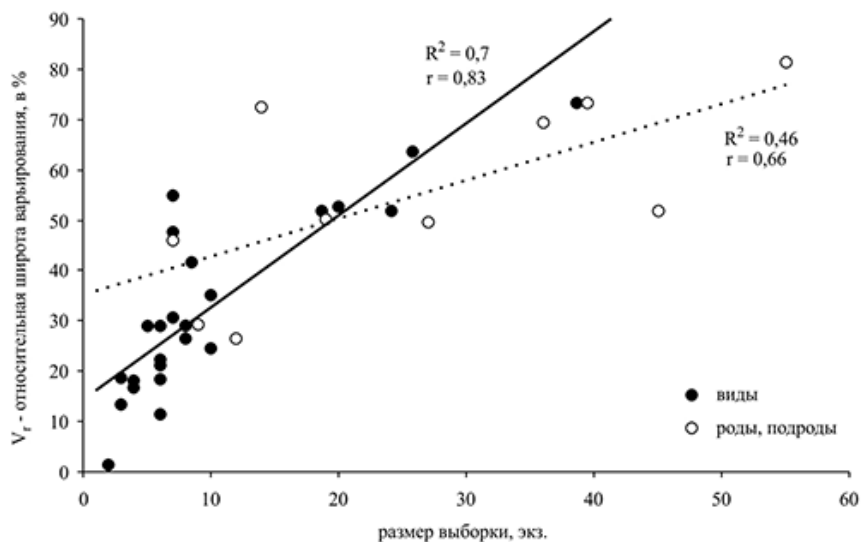


**Рисунок 1.3.10.** Зависимость между разными параметрами изменчивости ДЖК таксонов кардиоцератид. Относительная ширина варьирования ( $V_r$ ) (отношение ширины варьирования подчиненного таксона к широте варьирования всех изученных кардиоцератид (подсемейства кадоцератины и арктоцефалитины) в процентах)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

Дискретная изменчивость ДЖК может быть установлена только у видов с большой шириной варьирования, в выборке которых преобладают варианты с крайними значениями длины жилой камеры. Вследствие этого средняя ширина варьирования ( $V_o$ ) вида может превышать таковую для всего семейства, в то время как по относительной широте варьирования ( $V_r$ ) этот вид находится заведомо ниже значений семейства (100%). К таким видам относятся *Chamousetia buckmani*, *Ch. hyperbolicum* и *Funiferites allae* (таб. 1.3.2, рис. 1.3.10). В настоящее время преждевременно делать заключение о форме дискретности

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

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



**Рисунок 1.3-11.**

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

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

Относительно *палеобиологических концепций*, основанных на теоретической морфологии раковины, моделях оценки плавучести и локомоции у аммонитов, наблюдаемая изменчивость у видов кардиоцератид может рассматриваться как достаточно широкая. Этот вывод вступает в противоречие с некоторыми постулатами, на которых основаны те или иные модели теоретической морфологии или позволяет рассматривать их по-новому. Большинство этих моделей (Truemann, 1941; Saunders, Shapiro, 1986; Ebel, 1990 и др.) сводятся к тому, что длина жилой камеры косвенно влияет на гидростатическую устойчивость раковины, прижизненную ориентацию устья и, соответственно, на особенности локомоции и образ жизни аммонита. Следовательно, виды, характеризующиеся короткими или длинными жилыми камерами должны занимать не просто разные, а значительно различающиеся

экологические ниши. Как показано выше, изменчивость ДЖК у некоторых кардиоцератид настолько велика, что в популяции одного вида могут присутствовать как бревидомные, так и мезодомные и даже лонгидомные особи. Получается, что вид аммонита объединял различные жизненные формы, отличающиеся разным образом жизни. Следовательно, экологическая ниша аммонитов характеризовалась необычайной широтой и могла включать как планктонные, так и нектонные формы. Такая широта экологической ниши выглядит достаточно экстремальной, поскольку подразумевает низкую специфику образа жизни видов аммонитов со всеми вытекающими отсюда последствиями.

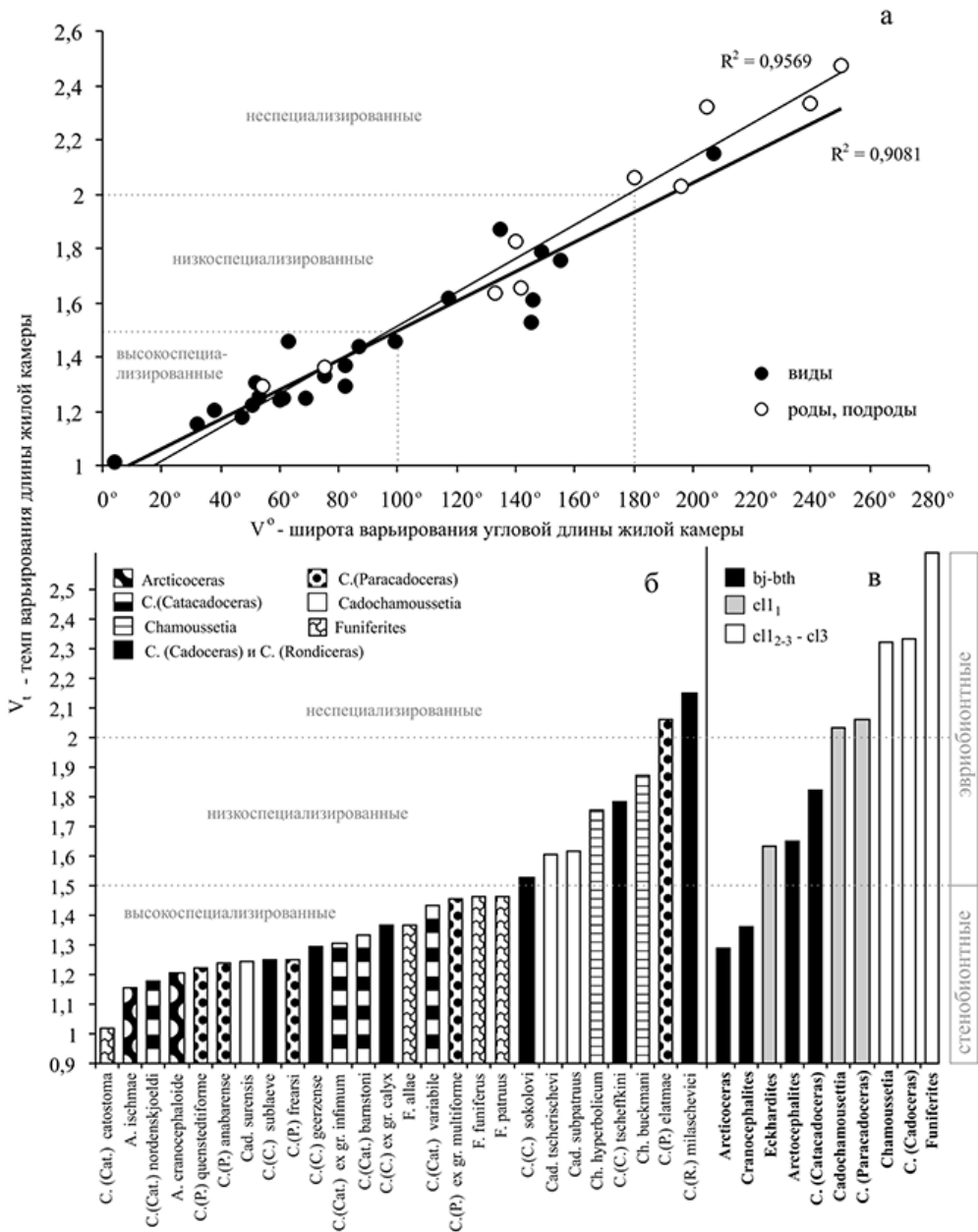
Упомянутые реконструкции гидродинамики и гидростатики раковин аммонитов основаны на допущении, что жилая камера аммонитов была полностью заполнена мягким телом. Поэтому ДЖК и длина мягкого тела совпадали, как это наблюдается у современного *Nautilus*. Если это так, то наличие сильной изменчивости у аммонитов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

1. Относительная длина и пропорции мягкого тела аммонитов сильно варьировали внутри вида: максимальная угловая длина мягкого тела могла превышать минимальную более чем в 2 раза (по  $V_t$ , табл. 1.3.2)

2. Особи аммонитов с разными длиной и пропорциями мягкого тела должны вести различный образ жизни, при условии, что существующие модели теоретической морфологии раковины аммонитов являются правильными.

3. Виды с незначительной изменчивостью ДЖК были стенобионтными, а с высокой – эврибионтными. Показателем низкой изменчивости можно считать широту варьирования ДЖК меньше  $100^\circ$ . При такой изменчивости максимальная длина ЖК (и, соответственно, мягкого тела) может превышать минимальную не более чем в 1,5 раза (рис. 1.3.12a). В этом диапазоне находятся все виды *Arcticoceras* и *C.(Catacadoceras)*, а также треть или половина видов из остальных родов или подродов (рис. 1.3.12б). Эврибионтными можно считать низкоспециализированные таксоны, характеризующиеся широтой варьирования ДЖК от  $100^\circ$  до  $180^\circ$  и специализированные ( $V^\circ > 180^\circ$ ). Темпы варьирования в этих группах характеризуют превышение максимальной длины ЖК и мягкого тела над минимальными более чем в 1,5 раза, а у неспециализированных – в 2 раза и выше. К ним относятся все *Chamoussetia*, большинство *Cadochamoussetia* и представители других родов и подродов. Минимальным уровнем специализации характеризуется подрод *C.(Rondiceras)*. Поскольку большинство видов (20 из 27) изучено по малочисленным выборкам, то скорее всего при их увеличении часть видов перейдет в низкоспециализированную группу. К

неспециализированной группе принадлежат виды *C. elatmae* и *C. milashevici*, для которых также характерно почти тотальное (до 100%) доминирование в аммонитовых комплексах большинства местонахождений нижнего (биогоризонт *elatmae*) и среднего келловя (биогоризонт *milashevici milashevici*). В этой связи высокая пластичность этих видов может быть связана с отсутствием межвидового конкурентного пресса в аммонитовых сообществах, где они преобладали.



**Рисунок 1.3.12.**

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

4. Если темпы варьирования ДЖК отражают разнообразие длины мягкого тела, и, как следствие, адаптивные возможности, то этим же параметром можно охарактеризовать

уровень специализации и широту адаптивной зоны надвидовых таксонов – родов и подродов (рис. 1.3.12в). Наиболее специализированными и стенобионтными являются рода арктоцефалитин, в то время как у кадоцератин большинство таксонов неспециализированные. В целом, адаптивные зоны родов и подродов кардиоцератид расширяются от байоса-бата к позднему келловею, что можно рассматривать как закономерность. Это означает, что виды кадоцератин занимали различные части адаптивных зон родов или подродов, в то время как у арктоцефалитин виды находились примерно в одной и той же части адаптивного пространства.

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

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

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

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



#### 1.3.4. Длина жилой камеры и систематика ранних кардиоцератид

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

Особенности распределения по ДЖК видов, принадлежащих перечисленным родам и под родам, позволяет уточнить диагноз некоторых таксонов, в особенности тех, чей объем является предметом дискуссии. К таким таксонам относится группа видов кадоцератин, сохраняющих ребристость на конечной жилой камере вплоть до конечного устья, близких к *Cadoceras barnstoni* (Meek.). Эти виды здесь рассматриваются в объеме подрода *Catacadoceras* Bodylevsky, 1960 (типовой вид *Ammonites barnstoni* Meek, 1859). Примерно в том же объеме подрод понимается и С.В.Мелединой (1977, 1999). Другой точки зрения придерживается В.В.Митта (Mitta, 2005; Митта, 2016), воспринимающий эту группу аммонитов как тупиковую ветвь арктоцефалитин в составе рода *Paracadoceras* Crickmay, 1930 (типовой вид *Cadoceras harveyi* Crickmay, 1930). В трактовке В.В. Митта объем рода *Paracadoceras* включает часть видов *Catacadoceras* Bodylevsky, 1960, emend Meledina, 1977 и *Paracadoceras* Crickmay, 1930, emend. Imlay, 1953, при этом характерный паракадоцерасовый вид *C. elatmae* (вместе с другими видами той же филолинии) он относит не только к другому роду, но и к подсемейству (Cadoceratinae). Такое разделение близкородственных видов в разные подсемейства во многом основано, по мнению Митта, на различиях в длине жилой камеры. ДЖК рассматривается автором (Митта, 2016, с. 42) как весьма существенный таксономический признак: «род *Paracadoceras*, характеризующийся относительно меньшими размерами раковины и жилой камеры, более высоким сечением оборотов, обычно менее

грубой скульптурой, часто выраженной и на относительно короткой жилой камере», т.е. “0.5-0.6 whorls” (Mitta, 2005) или 180-216°. Такое определение кажется весьма странным, поскольку сам автор в более ранней работе (Mitta, 2005) отмечает, что ДЖК типового вида *Paracadoceras* составляет 7/8, т.е. примерно 315°.

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

Особняком среди *Catacadoceras* располагается группа видов из верхнего бата Среднего Поволжья (Нижегородская обл., Мордовия), к которым относится *C.(Cat.) infimum*, *C.(Cat.) keurpi*, *C.(Cat.) nageli*, *C.(Cat.) efimovi*. В целом, они характеризуются бревидной ЖК и лишь некоторые экземпляры выходят в мезодомный размерный класс. Статистически это отличает их от арктических *Catacadoceras* (рис. 1.3.7), но не исключено, что в среднерусской группе могут быть встречены экземпляры с более длинной ЖК. Тем не менее, существующая на сегодняшний день небольшая выборка экземпляров с полной ЖК позволяет предполагать, что короткая жилая камера свойственна данной группе не случайно и отражает реальные географические различия, которые не ограничиваются только ДЖК. Об этом свидетельствует тот факт, что в среднерусской группе большинство экземпляров имеют небольшие, иногда карликовые размеры, в то время как арктические формы, в среднем, достигают более крупного конечного диаметра. Это хорошо видно при сравнении взрослых экземпляров (сохранивших конечные устья) *C.(Cat.) infimum* и *C.(Cat.) barnstoni*, видов, обладающих очень близким морфотипом, но отличающихся по размеру (табл. 1, фиг. 1-3). Морфологическое сходство между ними весьма велико, поэтому в первой публикации, где были изображены эти аммониты, экземпляры из разреза Просек относились к *C.(Cat.) barnstoni* (Гуляев, Киселев, 1999, табл. II, фиг. 6). Не исключено, что все среднерусские виды или, по крайней мере, часть их, выделенные по ограниченному материалу, являются

географическими вариациями *C.(Cat.) barnstoni*, как это предположил Д.Б. Гуляев (2009). Соответственно, все среднестатистические отличия в конечных размерах и в ДЖК у арктических и среднерусских форм следует рассматривать как проявление изменчивости.

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

### 1.3.5. Выводы по главе

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

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

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

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

## 1.4. Сравнительный морфогенез

Основная цель сравнительно-морфогенетических исследований раковины аммонитов в данной работе - определить характерные различия или сходства в развитии комплекса морфологических признаков у субтаксонов одного семейства, 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. Как показано выше (глава 1.2), последние широко распространены в семействе кардиоцератид, что являлось причиной создания искусственных таксономических построений.

### 1.4.1. Методика изучения

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

1) Относительная высота (гН) оборотов — отношение боковой высоты оборота к ширине. Значение гН ниже единицы означает превышение боковой высоты над толщиной и наоборот.

2) Диаметр умбилика в процентах (U%) — процентное отношение диаметра раковины к диаметру умбилика.

Велоситивные (относящиеся к скорости роста) параметры:

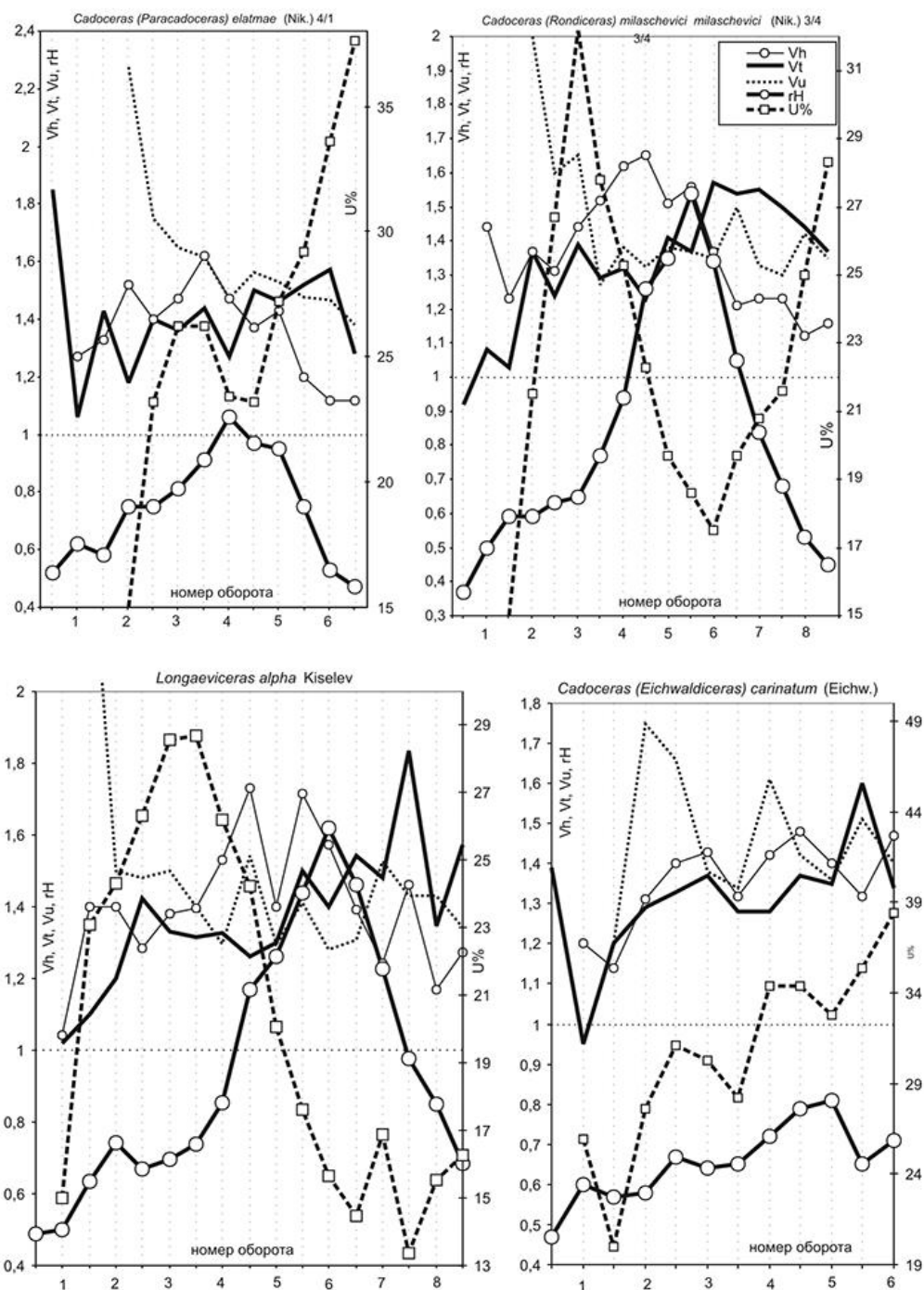
3) Скорость роста высоты оборота (Vh) — отношение боковых высот последующего полуоборота к предыдущему. Эта величина характеризует степень увеличения вентральной спирали раковины и части мантии аммонита.

4) Скорость роста ширины оборота (Vt) — отношение ширины последующего полуоборота к предыдущему.

4) Пупковая (умбональная) скорость (Vu) — отношение диаметров пупков последующего полуоборота к предыдущему. Характеризует степень увеличения дорзальной спирали раковины и части мантии аммонита.

6) общая скорость роста раковины (Vg) — сумма Vh, Vt и Vu. Она корреляционно связана с общими темпами роста мягкого тела, позволяет выявить основные тенденции роста в индивидуальном и сравнительном онтогенезе, а также характеризовать биологическое значение определенных стадий.

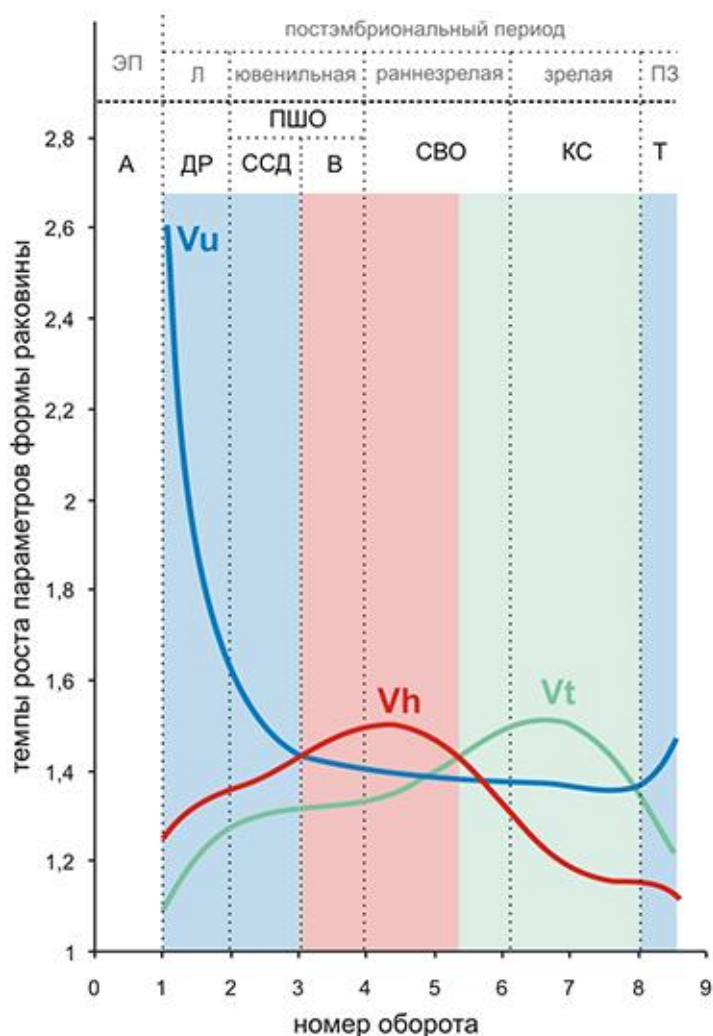
Полученные параметры изучались графически в течение онтогенеза. Их анализ включает построение всех линий каждого параметра на одном графике для каждого экземпляра — составление онтогенетического паспорта экземпляра, который позволяет рассматривать онтогенез комплексно (рис. 1.4.1).



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

### 1.4.2. Периодизация морфогенеза и онтогенеза

Периодизация морфогенеза и онтогенеза келловейских макроконховых кардиоцератид разработана по паспортам морфогенеза видов, принадлежащим родам *Arcticoceras*, *Cadoceras* (включая подроды *Catacadoceras*, *Paracadoceras*, *Cadoceras*, *Eichwaldiceras*, *Rondiceras*), *Cadochamoussetia*, *Chamoussetia*, *Longaeviceras*, *Dolganites*, *Lamberticeras*, *Funiferites*. Принципы и терминология периодизации постэмбрионального морфогенеза раковины и онтогенеза кадоцератин разработаны на основе более ранних работ (Соколов, 1912; Бодылевский, 1925; Иванов, 1960; Киселев, 1996а; 2017). Морфо- и онтогенез вышеперечисленных таксонов разделен на 2 периода и 6 стадий (рис. 1.4.2; рис. 1.4.3).



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

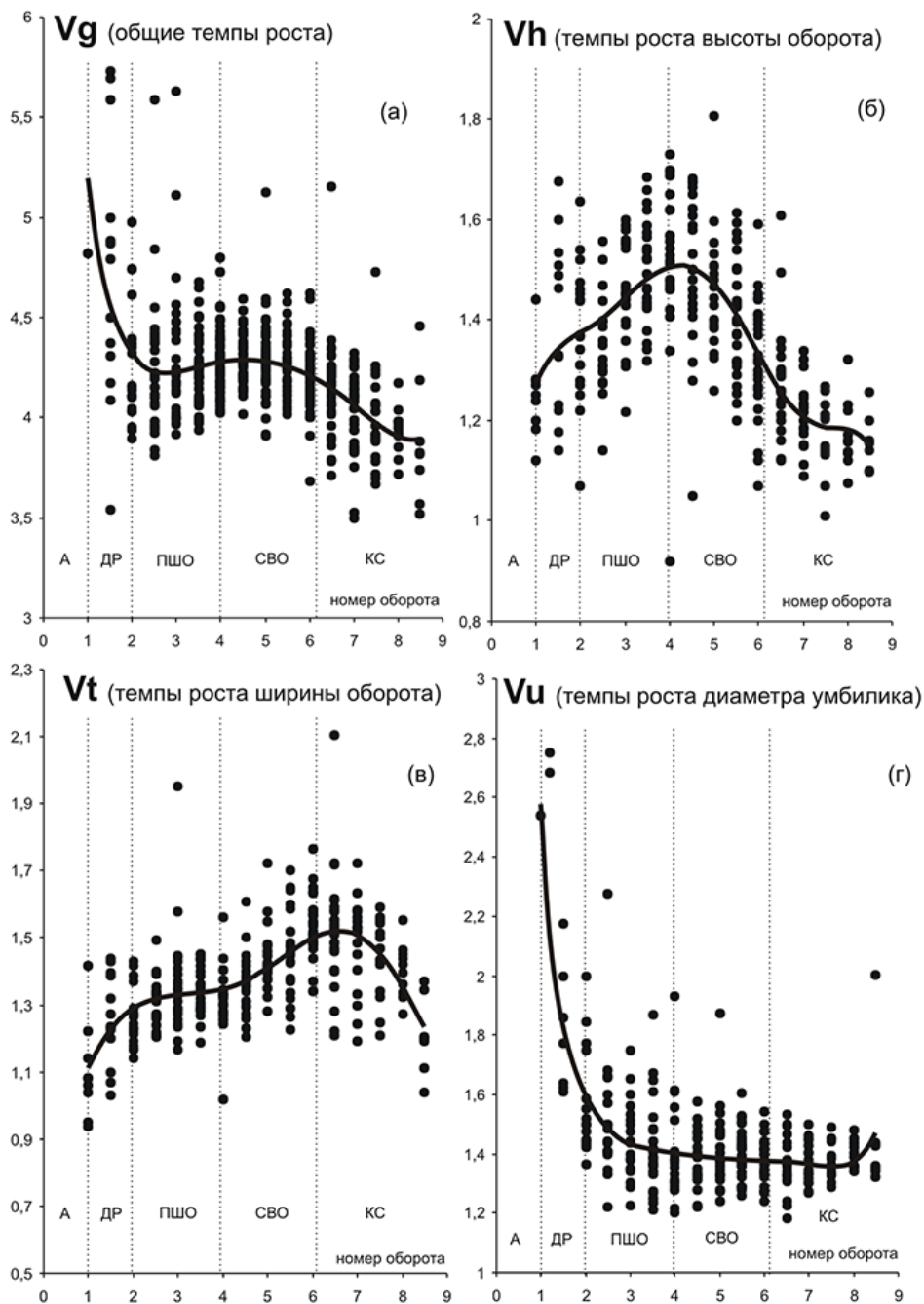
**Стадия аммонителлы.** Характерна для конца эмбрионального периода, при котором происходило построение аммонителлы до первичного валика еще до выхода аммонита из яйцевых оболочек и начала постэмбрионального периода, после выхода

аммонита из яйца с раковиной, состоящей из протоконха и первого оборота (Иванов, 1971; 1975; Друщиц и др., 1977; 1981; Барсков, 1989). Стадия заканчивалась формированием первого оборота, что характерно для всех аммоноидей. Завершение стадии сопровождается самым крупным в онтогенезе аллометрическим событием, равным 0,37. Это показывает, что для нее характерны самые критические ростовые параметры во всем онтогенезе. В частности, скорость роста поперечного сечения очень низка и приближается к единице (1,1). Это означает, что ширина и высота оборотов почти не изменились от протоконха до конца первого оборота. В то же время пупковая скорость крайне высока (до 3). Причина этого заключается в том, что первичный пупок, возникающий на первом полуобороте, образуется при навивании оборота на конические углы боковых сторон протоконха, поэтому пупок аномально низкий (15,4%). В конце первого оборота раковина начинает навиваться на предыдущий полуоборот и связь с протоконхом теряет, при этом она вынуждена сильно разворачиваться. Следовательно, основной процесс этой стадии — разворачивание спирали, т. е. усиленный рост пупковой спирали и соответственно дорзальной стенки раковины. Сечение оборотов также наиболее низкое в онтогенезе — 0,47—0,55.

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

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

ОНТОГЕНЕТИЧЕСКИЕ СТАДИИ					
личиночная	ювенильная		раннезрелая	зрелая	позднезрелая
двухслойной раковины	смены спирального доминирования	вспомогательная	высоких оборотов	кадиконическая (субтерминальная)	терминальная
	первично-широких оборотов				
МОРФОГЕНЕТИЧЕСКИЕ СТАДИИ (ПОДСТАДИИ)					



**Рис. 1.4.3.** Соотношение темпов роста отдельных параметров раковины (умбилика, высоты и ширины оборота) и периодизация морфогенеза и онтогенеза кардиоцератид. Кривые роста соответствуют линиям тренда (полиномам) предыдущего рисунка. Морфогенетические стадии обозначены символами: А — аммонителла, ДР — стадия двухслойной раковины, ПШО — стадия первично-широких оборотов, ССД — подстадия смены спирального доминирования, В - вспомогательная подстадия, СВО - стадия высоких оборотов, КС - кадиконическая стадия, ТС — терминальная стадия. Онтогенетические стадии обозначены символами: Л — личиночный период, ПЗ — позднзрелая стадия, ЭП — эмбриональный период.

**Стадия двухслойной раковины (ДР).** Соответствует средней части стадии гладкой раковины (первая часть относится к первому обороту) А. Н. Иванова (1960). В



раковине, образующейся в эту стадию, внутренний призматический слой отсутствовал (Друщиц и др., 1977), что говорит о незавершенности секреторного механизма и мантийного аппарата. В. В. Друщиц предполагает, что отсутствие третьего слоя можно объяснить как диагенетическое исчезновение, однако этот факт встречается в разных группах аммоноидей в различных фациях, например у средневожских перисфинктид (устное сообщение Е. С. Муравина). Даже если третий слой был, то для исчезновения ему нужно быть аномально тонким, что также говорит о своеобразии секреции. Эта стадия продолжается до конца второго оборота и характеризуется следующими особенностями: 1) скорость роста раковины является наиболее высокой в онтогенезе (рис. 1.4.3а); 2) умбиликальная скорость резко снижается с 2,8 до 1,4, но продолжает оставаться самой высокой из всех последующих стадий (рис. 1.4.3г). Пупок, однако, продолжает увеличиваться и в конце стадии становится максимальным для ранних оборотов; 2) градиент роста поперечного сечения оборота часто является наиболее высоким в онтогенезе, что говорит о высоких темпах роста; 3) аллометрическое событие характеризуется высоким для постэмбрионального онтогенеза суммарным градиентом (0,14).

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

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

**Подстадия смены спирального доминирования (ССД).** Соответствует второй половине стадии гладкой раковины у А. Н. Иванова (1960). Она продолжается с 2 до 3,5 оборота и характеризуется: 1) снижением темпов скорости роста поперечного сечения оборотов в начале стадии до 2,5 оборота, что можно объяснить началом секреции третьего слоя. Поскольку для этого нужна особая перестройка механизма секреции раковины, то, какое-то время мантии необходимо приспособливаться к новому типу секреции, что выражается во временном замедлении роста; 2) повышением скорости роста высоты оборота во второй части стадии; 3) сменой типа спирального доминирования в начале третьего оборота. В этой точке  $V_h$  и  $V_u$  одинаковы, после чего  $V_h$  повышается, т. е. впервые в онтогенезе вентральная стенка раковины и спираль образуются с большей скоростью, чем дорзальная (происходит смена дорзального доминирования на вентральное). Этот момент наступает неодновременно у разных таксонов: на 3,5 обороте у *Paracadoceras*, 3-3,5 обороте у *Cadoceras* s. str., *Rondiceras*, 3 обороте у *Eichwaldiceras*, 2,5-3 обороте у *Longaeviceras*, 2,5 обороте у *Chamousetia* и *Quenstedtoceras*.

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

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

за счет совмещения максимальных положительных градиентов  $V_h$  и  $rH$  и большой ложбины  $V_t$ .

**Стадия высоких оборотов (СВО).** Это предкадоцерасовая стадия, по Д. Н. Соколову (1912) и А. Н. Иванову (1960). Она находится между первой и второй точками изодиаметрического сечения оборотов, где  $rH=1$ . В этот момент мягкое тело аммонита кардинально меняет свои пропорции, что делает эти точки важными маркерами границ СВО. Для нее характерно: 1) относительный диаметр пупка минимален в морфогенезе, а относительная высота оборота — максимальна (до 1,55). В целом раковина наиболее инволютна в морфогенезе кроме первого оборота, что свойственно, в первую очередь, для *Cadoceras* s. str., *C. (Rondiceras)*, *Chamoussetia*, *Longaeviceras*. У некоторых таксонов, в первую очередь *C. (Eichwaldiceras)* и *Dolganites*,  $rH$  зачастую не достигает 1, при этом пупок не имеет минимального диаметра, однако СВО выделяется по наиболее высокому поперечному сечению. 2) смена типа поперечного роста во второй половине стадии. В этой точке  $rH$  достигает пика,  $V_h=V_t$ , после чего  $rH$  резко падает, т. е. падение относительной высоты оборота происходит одновременно с превышением роста оборотов в ширину; 3) смена типа спирального доминирования: умбиликальная скорость роста снова превышает скорость роста высоты оборота, т. е. вентральное доминирование сменяется дорзальным; 4) границы стадии, проводимые по точкам изодиаметрического сечения, сопровождаются аллометрическими событиями с высокими суммарными градиентами. Все признаки, применяемые в этой работе, имеют критические значения для морфогенеза: четыре максимальных ( $V_h$ ,  $V_t$ ,  $rH$ ,  $V_g$ ) и два минимальных ( $V_u$ ,  $U$ ); 5) скульптура становится наиболее рельефной во всем онтогенезе; 5) повышение общей скорости роста  $V_g$ .

У различных таксонов СВО характеризуется неодинаковым соотношением признаков:

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

	Границы СВО, проводимые по $rH=1$	Длительность СВО (в оборотах)	Момент минимального $U$	Момент максимального $rH$	Момент смены спирального доминирования
<i>C. (Paracadoceras)</i>	3,5-4,7	1,2	-	-	3,7-4,5
<i>Cadoceras</i> s. str.	4-6	2	5-6,5	5-6,5	6,5
<i>C. (Rondiceras)</i>	4-6,5	2,5	6	5,5	6
<i>Cadochamoussetia</i>	2,5-5	2,5	3,5	3,5	-
<i>Chamoussetia</i>	4-9	5	6	5,5	7-7,5
<i>Longaeviceras</i>	4-7,5	3,5	4,5-6	4-6,5	5,5-6,5
<i>Lamberticeras</i>	3-9	6	5,5	- (?7-8)	- (?7-8)
<i>Funiferites</i>	4-9	6	5,5	7	-

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

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

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

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

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

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

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

стадия	А	ДР	ССД	В	СВО	КС	ТС
объем стадии	1	1	1-1,5	0,5-1	1,5-2	3-4	0,5-1
номер оборота, где стадия заканчивается	1	2	3-3,5	4	5,5-6,5	7-8	7,5-8,5

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

### 1.4.3. Разнообразие морфогенетических типов

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

**Изменения относительной высоты оборотов гН (рис. 1.4.4).** Высота оборотов заметно меняется в морфогенезе многих таксонов, при этом общий ход динамики этого признака может иметь таксономическое значение, как для родов, так и видов. 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 (таб. 1.4.4).

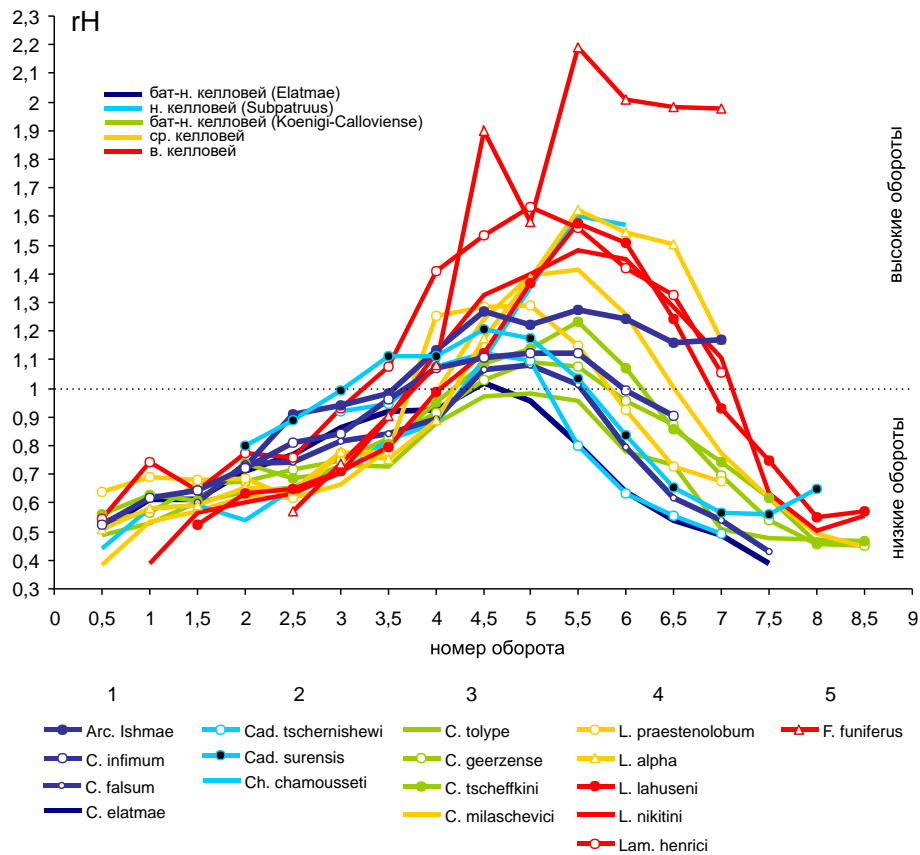
**Таблица 1.4.4.** Параметры стадии высоких оборотов (СВО) у видов кардиоцератид бата и келловея.

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

Ключевая характеристика СВО – значение гН, которое максимально не только для самой стадии, но и по отношению ко всей продолжительности морфогенеза (гН-мах). Этот параметр значительно изменяется на протяжении бата и келловея и характеризует общий филогенетический тренд развития кардиоцератид от *Arcticoceras* до *Lamberticeras*. На протяжении батского века гН-мах уменьшается, а в келловейское время непрерывно увеличивается как в генеральной последовательности кардиоцератид, так и в итеративных ветвях, одной из которых является филолиния, заканчивающаяся родом *Chamoussetia* (рис. 1.4.5). Выявленная тенденция позволяет различать апоморфные и плезиоморфные значения этого признака и, в общих чертах характеризовать возраст таксона.

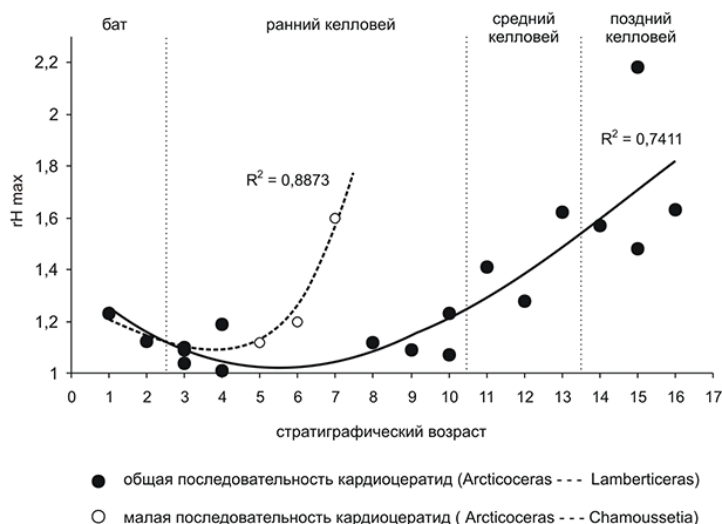
Высокие значения гН достигаются независимо таксонами с апоморфным морфотипом. Главный механизм повышения гН сводится к удлинению продолжительности СВО в филогенезе, что подтверждается высокой корреляцией этих признаков как на уровне таксонов (по среднестатистическим значениям), так и особей (рис. 1.4.6а,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

чем раньше начинается СВО и чем она продолжительней, тем больше возможности для образования высокого поперечного сечения.



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

Увеличение продолжительности СВО в филогенезе может осуществляться за счет разнонаправленных сдвигов границ стадии: ранняя граница обычно сдвигается назад, к началу морфогенеза, а поздняя граница вперед. Между тем, расширение СВО может происходить и за счет только одной из границ. Среди кардиоцератид чаще всего происходил сдвиг поздней границы у различных видов, т.е. филогенетически (рис. 1.4.6б) или у различных особей в рамках внутривидовой изменчивости скорости развития (рис. 1.4.6г). Это свидетельствует о том, что расширение СВО чаще всего осуществлялось через замедление развития (брадигенетически у видов и брадиморфно у особей).

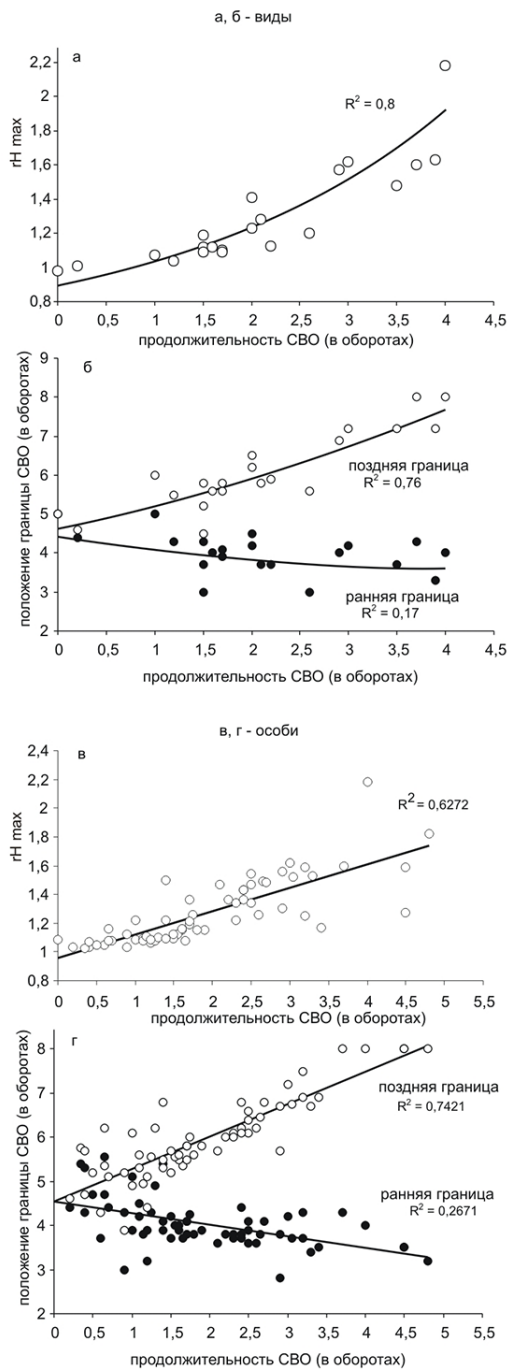


**Рис. 1.4.5.** Изменение максимальной относительной высоты оборотов (rH) в стратиграфической последовательности кардиоцератид бата и келловей. Стратиграфический возраст обозначен цифрами, отображающими положение видов в общей последовательности видов от *Arcticoceras ishmae* до *Lamberticeras henrici*.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

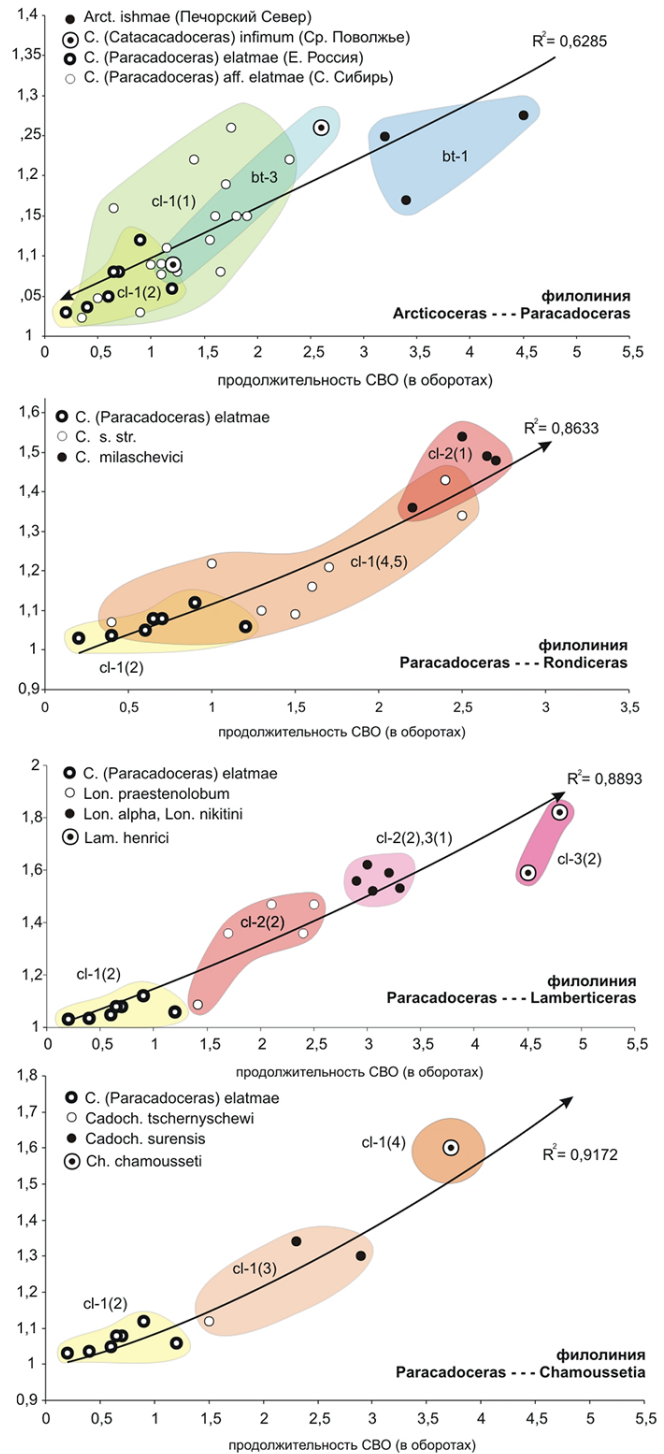
Филогенез большинства филолиний кардиоцератид может быть описан как процесс прямо пропорционального когерентного изменения высоты оборотов и продолжительности СВО (рис. 1.4.7). В батском хроне превращение арктоцефалитин в кадоцератин сопровождается уменьшением значений обоих этих параметров, что приводит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

Корреляционное соотношение длины СВО и rH-max меняется стратиграфически почти синхронно в разных филетических линиях кардиоцератид, что делает эту корреляционную пару весьма надежным маркером возраста (рис. 1.4.8). Общая равномерность картины распределения нарушается в нескольких местах трехмерной диаграммы, где соседствуют разновозрастные таксоны с близким морфотипом, например *Longaeviceras* и *Chamoussetia*, но в целом эти отклонения не меняют картину принципиально. Она может быть использована для определения возраста кардиоцератид в

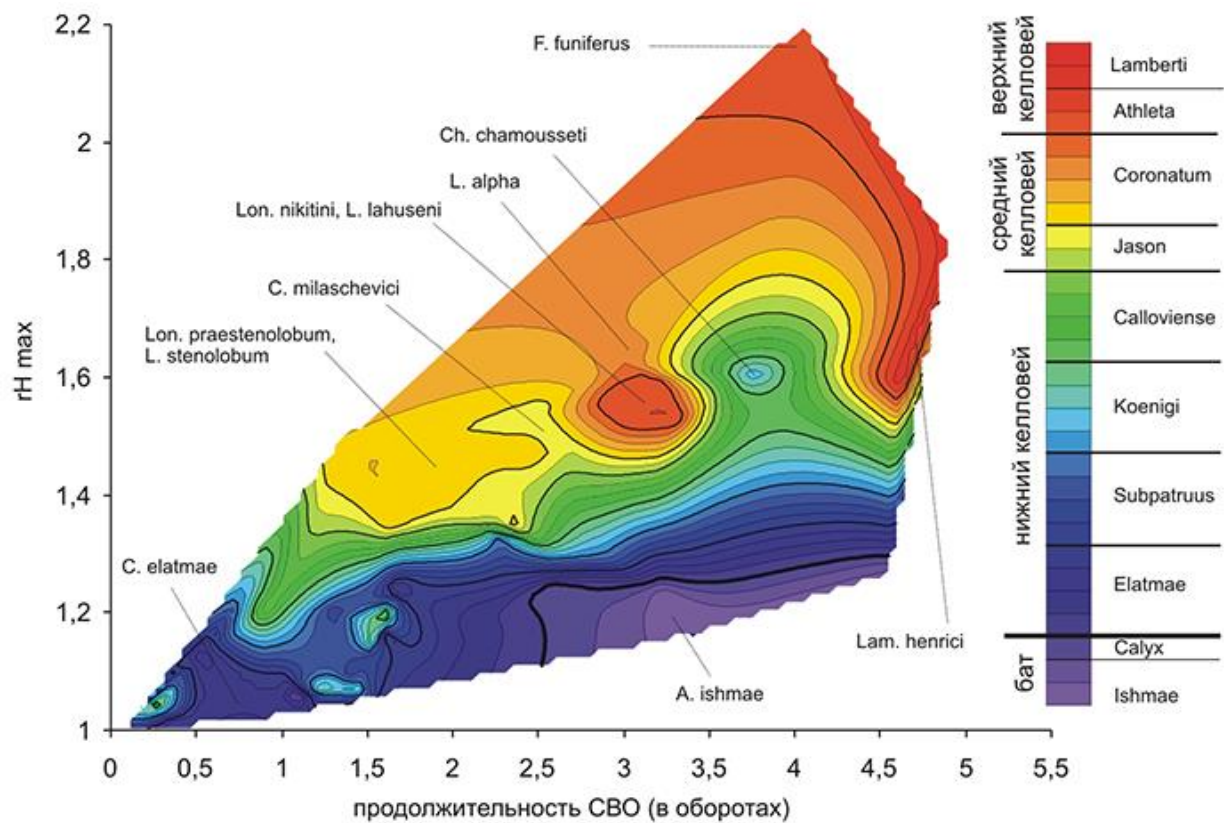




**Рис. 1.4.6.** Межвидовые (фиг. а,б) и внутривидовые (фиг. в, г) вариации продолжительности стадии высоких оборотов (СВО) и ее связь с другими параметрами: максимальной относительной высотой оборотов (rH-max) (а – у видов, в – у особей) и положением ее границ у видов (б) и особей (г). Диаграммы для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



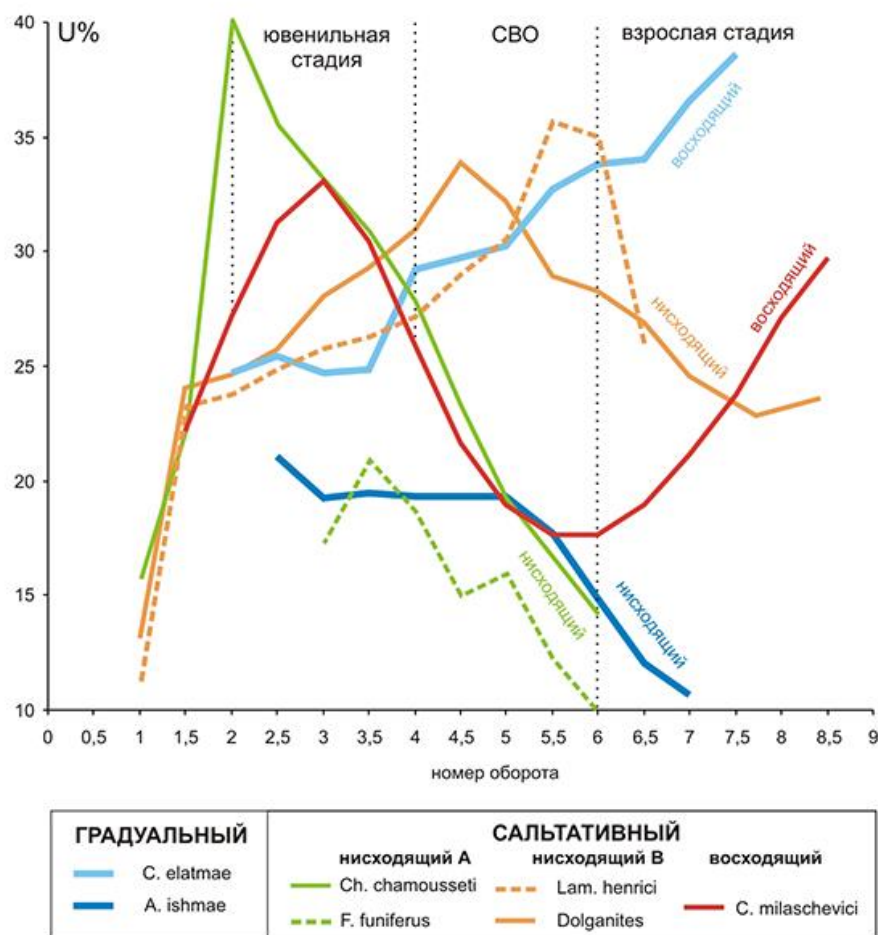
**Рис. 1.4.7.** Когерентные изменения максимальной относительной высоты оборотов (rH-max) и продолжительности стадии высоких оборотов (СВО) в нескольких филониях кардиоцератид. Линия тренда сопровождается стрелкой, указывающей направление филогенеза. Возраст таксонов обозначен символами. Маркеры экземпляров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



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

особенно сложных случаях, например для арктических разрезов, где в таксономических комплексах представлены только эндемичные кардиоцератиды. Например, слои с *S. doroschini* (Eichw.) из разрезов Ю. Аляски разными авторами датировались по-разному: нижним келловеем (Callomon, 1984b) или средним келловеем (Imlay, 1953). Изучение лектотипа вида, у которого видно поперечное сечение, позволило установить длину СВО (2,6 оборота) и rH-max (1,28). Соотношение этих параметров соответствует верхней зоне нижнего келловей (рис. 2.4.7) и позволяет датировать экземпляр хронозоной Кoenigi.

**Изменения умбиликального диаметра (U%-тренд).** Все разнообразие морфогенеза умбилика у макроконховых кардиоцератид можно свести к 2 основным типам – градуальному и сальтативному, характеризующим U%-тренд на протяжении всего морфогенеза (от ранних к поздним оборотам), и двум подтипам – восходящему и нисходящему, определяющему U%-тренд только на поздних оборотах (рис. 1.4.9).



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

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

*Сальтативный тип.* Умбиликальный диаметр изменяется скачкообразно (сальтативно) от ранних стадий морфогенеза к поздним. На ранних стадиях происходит быстрое наращивание диаметра и на ювенильной он является максимальным в онтогенезе. После этого происходит резкое сужение пупка и на стадии высоких оборотов он становится почти таким же узким, как и на первом обороте. На взрослых оборотах пупок опять разворачивается. Таким образом, ювенильные обороты при таком типе изменений U являются эволютными, а на СВО – резко инволютными. СВО, следовательно ярко выражена в поведении U. Сальтативный тип появляется не раньше середины раннего

келловей (фаза Koenigi) и свойствен таксонам, произошедшим от *C. (Paracadoceras)*, поэтому он является апоморфным. Особенно ярко он выражен у таксонов с апоморфным морфотипом всей раковины. У раннекелловейских *Chamoussetia* ювенильная раковина является наиболее эволютивной на фоне остальных более молодых апоморфных таксонов, причем значение U% сходно с таковым взрослых оборотов *C. (Paracadoceras)*.

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

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

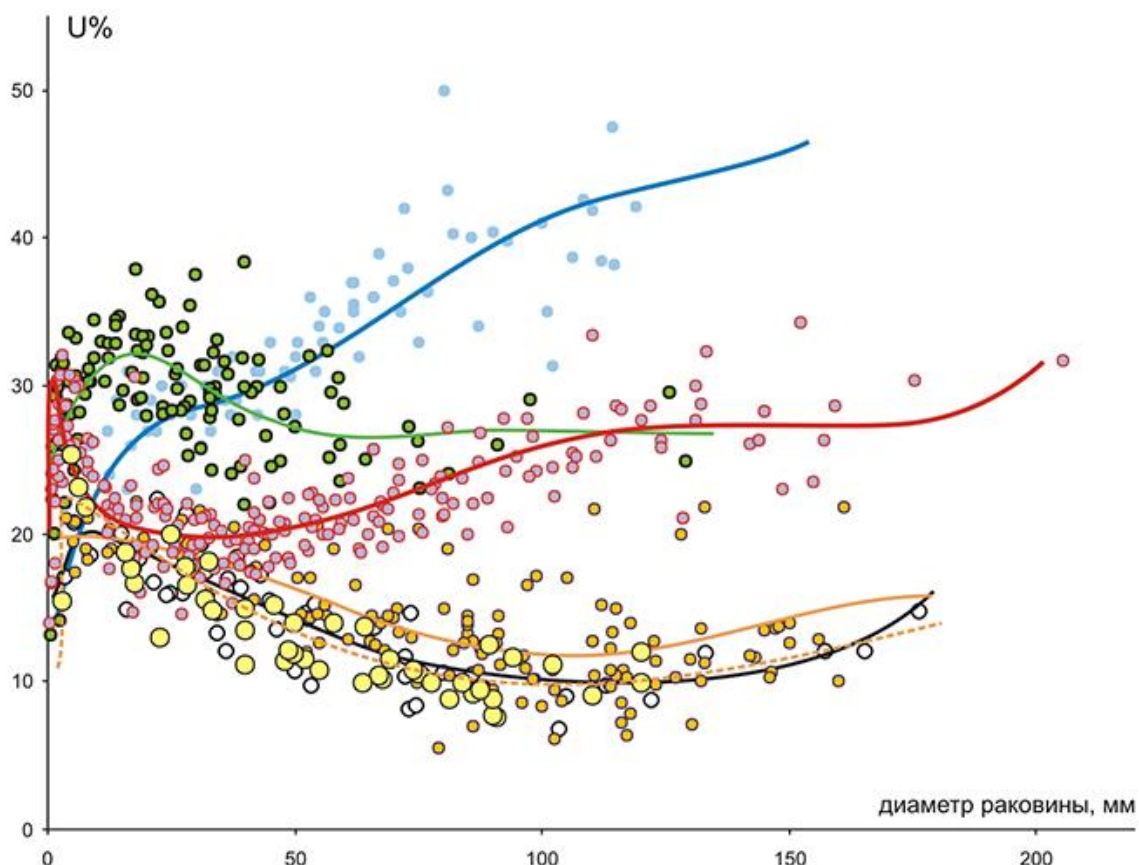
Таким образом, по соотношению типов и подтипов морфогенеза умбилика можно выделить 4 комбинации, которым соответствуют группы таксонов:







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

		U% -тренд на взрослой стадии морфогенеза	
		восходящий	нисходящий
На всех стадиях морфогенеза	градуальный	<i>C. (Catacadoceras)</i> <i>C. (Paracadoceras)</i> <i>Cadoceras gr. falsum</i>	<i>Arcticoceras</i> <i>Cadoceras gr. calyx-apertum</i>
	сальтативный	пик эволютивности на ювенильной стадии	<i>Cadoceras s.str.</i> <i>C. (Rondiceras)</i> <i>C. (Protolongaeviceras)</i> <i>C. (Protostenocadoceras)</i>
		пик эволютивности на СВО	<i>Longaeviceras</i> <i>Stenocadoceras gr. stenoloboide</i>



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



ГРАДУАЛЬНЫЙ		САЛЬТАТИВНЫЙ	
восходящий	нисходящий	восходящий	
 C. (Paracadoceras) elatmae	 Arcticoceras ishmae	 Dolganites, Eichwaldiceras	 Cadoceras s.str.
		 Ch. chamousseti	
		 F. patruus, F. funiferus	

Между этими категориями возможны переходы. Переходный тип наблюдается, в основном, в морфогенезе отдельных особей, у которых U%-тренд, в целом, имеет горизонтальный наклон и отличается неустойчивой динамикой, промежуточной между градуальным и салтьативным типами. В филологии *C. (Paracadoceras) – Chamoussetia* таким таксоном является *Cadochamoussetia*. Переходный тип также характерен для *Cadoceras* gr. *calyx-apertum* и некоторых особей *C. (Eichwaldiceras)*, тем не менее по



сравнению с градуальным восходящим типом U%-тренд особей таких таксонов выглядит нисходящим (рис. 1.4.10). Неустойчивая динамика U может быть объяснена тем, что плезиоморфный градуальный тип морфогенеза у вышеуказанных таксонов оказался дестабилизированным, а новый сальтативный ещё не сформированным.

Филогенетически исходным для кардиоцератид является градуальный нисходящий U%-тренд, характерный для ранне-батских *Arcticoceras*. В позднем бате он еще был свойствен для группы *Cadoceras* gr. *calyx-apertum*. В это же время формируется градуальный восходящий U%-тренд у *C. (Catacadoceras)*, который сохраняется в раннем келловее у *C. (Paracadoceras)*. В конце раннего келловоя возникает сальтативный U%-тренд независимо в различных филолиниях – в одних таксонах он является восходящим, в других нисходящим (рис. 1.4.11). Таким образом U%-тренд – это важнейший таксоноспецифический признак, пригодный для диагностики групп родового и подродового ранга, а в отдельных случаях филолиний.

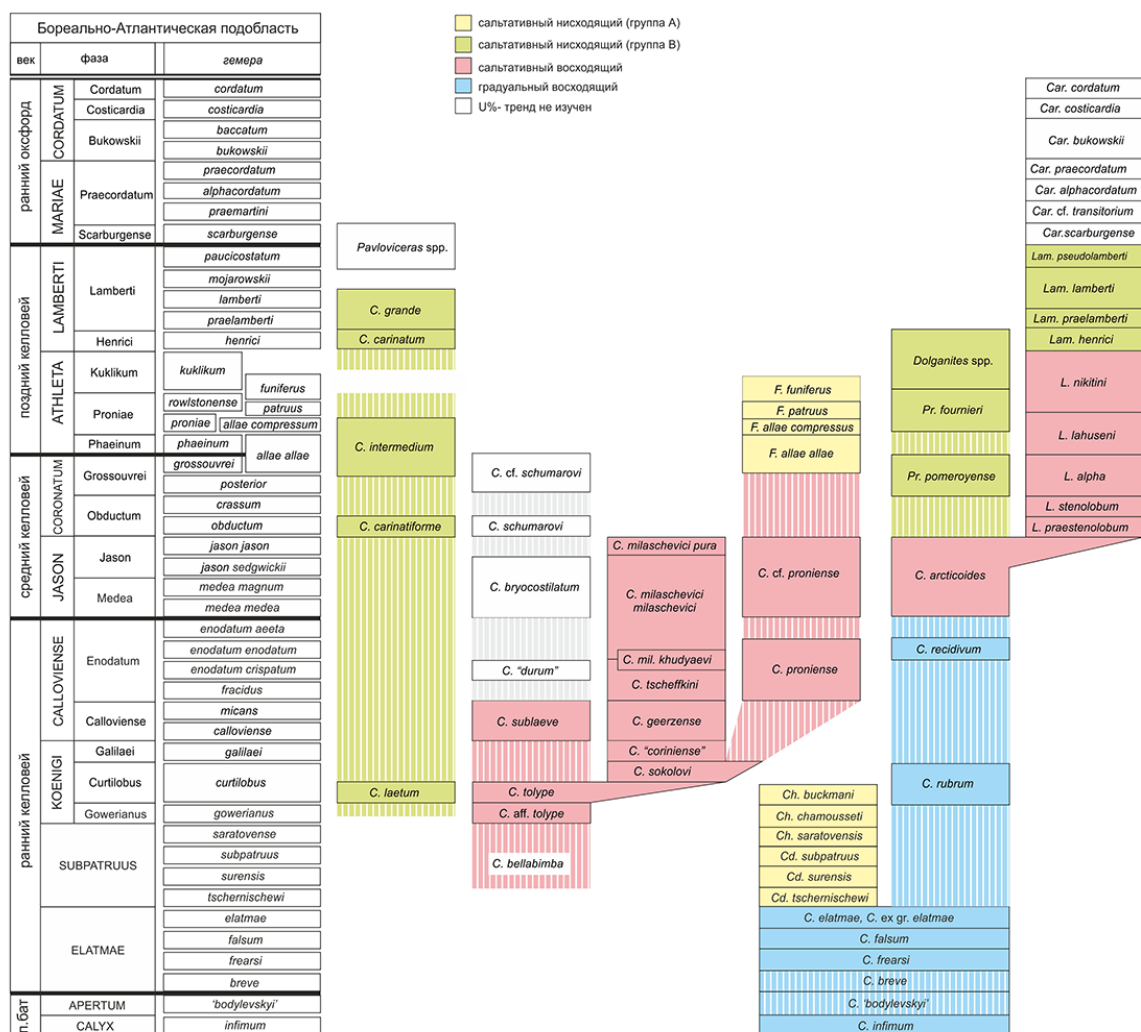


Рис. 1.4.11. Типы морфогенеза умбилика (обозначены заливкой разного цвета) в филогенетических линиях аммонитов семейства Cardioceratidae, сформировавшихся в Бореально-Атлантической биохреме в позднем бате, келловее и раннем оксфорде.

## 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 Бореальной надобласти, включая центральную и северную части Европейской России, Новую Землю, Северную Сибирь (бассейн р. Лены), Северо-Восточную Сибирь (побережье Охотского моря), Землю Франца-Иосифа, Шпицберген, Арктическую Канаду (Канадский Арктический архипелаг, Юкон), Северную Аляску и Восточную Гренландию (рис. 1.5-1). Он включает следующие виды и подвиды с пригодными названиями:

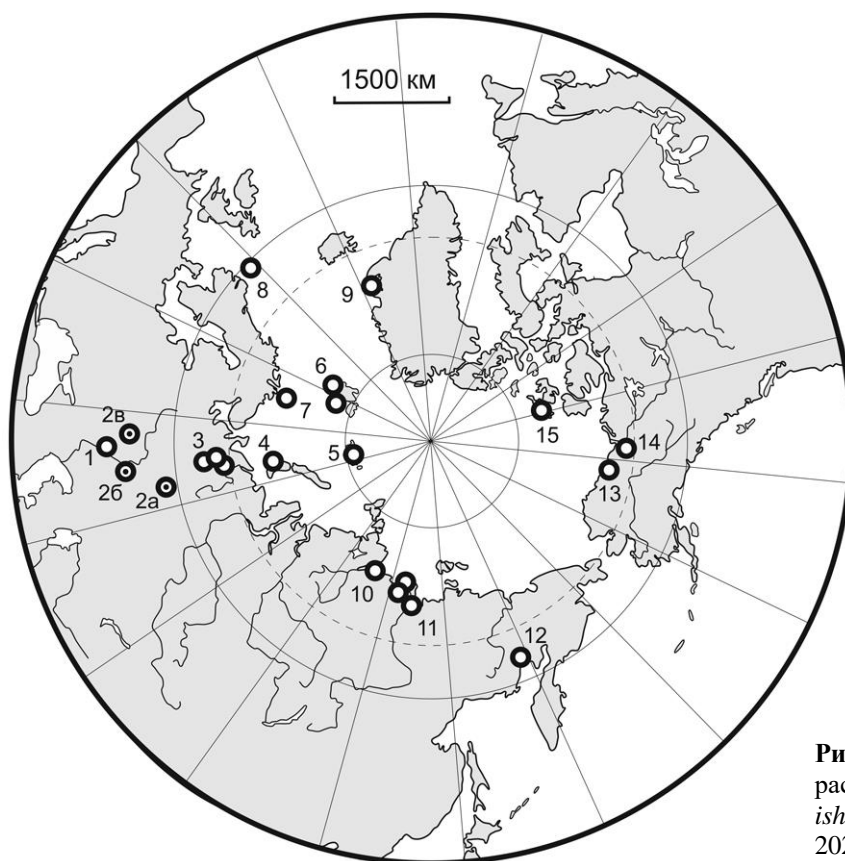


Рисунок 1.5.1. Географическое распространение *Arcticoceras ishmae* (Keys.) (из [Киселев, 2020a]).

тип рода *Arcticoceras ishmae* (Keyserling) (лектотип: Сакс и др., 1976, табл. IX, фиг. 1а,б; Репин и др., 2006, табл. 13, фиг. 1а-г);

*A. ishmae tenuicostatum* Repin (голотип: Репин и др., 2006, табл. 8, фиг. 5);

*A. kochi* Spath (голотип: Spath, 1932, табл. XV, фиг. 1);

*A. michaelis* Spath (голотип: Spath, 1932, табл. XIII, фиг. 3а,б);

*A. pseudolamberti* Spath (лектотип: Spath, 1932, табл. XIV, фиг. 2);

*A. stepankovi* Turchkov (голотип: Тучков, 1954, табл. III, фиг. 5);

*A. excentricum* Voronez (лектотип: Воронец, 1962, табл. XIV, фиг. 1);

*A. harlandi* Rawson (голотип: Rawson, 1982, табл. II, фиг. 3,4);

*A. cranocephaloide* Callomon (голотип: Callomon, 1985, табл. I, фиг. 1).

К непригодным видам и подроду, чьи описания содержатся только в неопубликованном отчете, относятся *A. lenaense* Voronetz (Воронец, Ершова, 1963, табл. V, фиг. 1, табл. VI, фиг. 1-3), *A. (Incostarcticoceras) tenuicostatum* Voronetz (ibid., табл. III, фиг. 1-5) и *A. (I.) intercostatum* Voronetz (ibid., табл. I, фиг. 1-3). К такой же категории относится вид *A. crassiplicatum* Callomon, а также вариации *A. ishmae*  $\alpha$  и  $\beta$ , упомянутые в статье (Callomon, 1993), но не описанные по правилам МКЗН.

Среди пригодных видов наиболее часто используются в определениях и стратиграфических построениях *A. ishmae*, *A. cranocephaloide*, *A. harlandi* и *A. kochi*. Они являются индексами зон или слоев с фауной, в основном, нижнего и среднего бата. Зона *Ishmae* ранее выделялась в базальной части нижнего келловея Русской платформы (Решения..., 1955) или Печорской плиты (Бодылевский, 1960; Меледина, 1987), а в настоящее время выделяется в нижнем бате Европейской России (Митта, 2009 и др.). Также она выделялась в среднем или верхнем бате различных регионов Арктической Канады (Friebold, 1961; Poulton, 1987 и др.), Восточной Гренландии (Callomon, 1984; 1993 и др.), Северной Сибири (Меледина, 1994). Зона *Kochi* первоначально выделена в Восточной Гренландии (Dopovan, 1953; Callomon, 1959), затем в части Арктической Канады (Friebold, 1964) и Северной Сибири (Меледина, 1973, 1987). По виду-индексу *A. harlandi* изначально был выделен фаунистический горизонт в Арктической Канаде (Callomon, 1984), а затем и зона в том же регионе (Poulton, 1987) и Северной Сибири (Меледина, 1991, 1994). Фаунистический горизонт *harlandi* позднее установлен в Восточной Гренландии (Callomon, 1993) и Европейской России (Митта, Сельцер, 2002 и др.). Зона *Cranoscephaloide* уверенно выделяется только в Восточной Гренландии (Callomon, 1979 и др.) и Северной Сибири (Меледина, 1991).

Другие виды *Arcticoceras* использовались в качестве индексов биостратиграфических подразделений в единичных случаях. Так, в Северо-Восточной Сибири выделены слои с *A. stepankovi* (Меледина, 1973) и зона *Stepankovi* (Репин, 2002), а в Европейской России биогоризонт *A. excentricum* (Гуляев, 2019).

Среди вышперечисленных биостратонов наибольшей стабильностью характеризуется лишь зона *Cranoscephaloide*. Остальные зоны и инфразональные подразделения, выделенные по арктикоцерам, неоднократно меняли свои названия в различных региональных стратиграфических шкалах. Чаще всего эта смена связана с изменением точки зрения на диагностику видов-индексов тем или иным автором. При этом одни виды перестают рассматриваться как валидные, в частности *A. kochi* (Callomon,



1984b, 1993; Меледина, 1991, 1994) и *A. harlandi* (Гуляев, 2019), а диагноз других существенно сужаются (например, *A. ishmae*).

Неоднозначная трактовка столь важных для стратиграфии видов может привести к существенным стратиграфическим ошибкам или изменениям в стратиграфической шкале. Например, для Севера Европейской России С.В. Мелединой (1994) вместо зоны *Ishmae* выделено подразделение в ранге «слои с фауной» - слои с *A. ishmae* и *A. harlandi*, при этом делается вывод о конденсированности слоев в стратотипическом разрезе на р. Дрещанке. Это решение основано исключительно на факте совместной встречаемости в одних и тех же слоях разреза диахронных видов, которые являются индексами зон *Ishmae* и *Harlandi* в Восточной Гренландии и Арктической Канаде. Изучение этих слоев, проведенное автором данной статьи (результаты пока не опубликованы) показало, что они не содержат следов какой бы то ни было конденсации по литологическим признакам. В этой связи напрашивается вывод, что вышеуказанные аммониты определены либо не совсем корректно или не имеют диахронного распространения.

Позднее, в тех же слоях В.В. Митта (Mitta et al., 2015) найдена последовательность экземпляров, из которых некоторые, происходящие из нижней части слоя, определены как *A. harlandi*, а другие, из средней и верхней части слоя, как *A. ishmae*. Результаты этого исследования противоречат выводу Мелединой о совместной встречаемости этих видов в конденсированном горизонте, но отвечают распределению арктикоцерасов в разрезах В. Гренландии и Арктической Канады.

Данный пример позволяет предполагать существование методологических недостатков в диагностике видов рода *Arcticoceras*, что требует обстоятельного изучения комплекса признаков, которые в той или иной степени рассматриваются как видоспецифичные. Эти признаки характеризуют межвидовые отличия и лучше всего обозначены в рубрике «сравнение» при описании таксонов. Эти отличия в трактовке различных авторов для видов-индексов, диагностика которых наиболее дискуссионна (*A. kochi*, *A. excentricum* и *A. harlandi*) рассмотрены ранее (Киселев, 2020a) и здесь опускается.

В целом, общий набор видоспецифических признаков, упомянутых различными исследователями, сводится к следующему перечню (**таб. 1.5.1**):

**Таблица 1.5.1.** Частота использования (упоминания) видоспецифических признаков при сравнении видов *Arcticoceras* в следующих работах: Spath, 1932; Тучков, 1954; Frebald, 1961; Воронец, 1962; Ефимова и др., 1968; Меледина, 1973, 1987; Rawson, 1982; Poulton, 1987; Митта, Сельцер, 2002; Репин и др., 2006. Признаки расположены в порядке возрастания суммарной частоты. Для подсчета использовались лишь публикации, в которых присутствует раздел с таксономическими описаниями. Каждое упоминание признака фиксировалось в таблице одновременно для обоих сравниваемых видов.

Видоспецифический (отличительный) признак или параметр	A. ishmae (Keys.)	A. ishmae tenuicostatum Repin	A. kochi Spath	A. stepankovi Tuchkov	A. excentricum Voronetz	A. harlandi Rawson	A. lenaense Voronetz (MS)	A. intercostatum Voronetz (MS)	A. tenuicostatum Voronetz (MS)	ВСЕГО	
										Для всех видов	Для пригодных видов
1. Выраженность (рельефность) скульптуры и межреберное расстояние	7	1	7	1	3	3	1	1	2	26	19
2. Форма и направление изгиба ребер на вентральной и боковых сторонах	4		6	2	5	1	1	1	1	21	16
3. Пропорции поперечного сечения раковины или оборота	7		4	2	3	4				20	20
4. Сглаживание ребристости на конечной жилой камере	2		1		2	3				8	8
5. Относительный диаметр умбилика	1		2		1					4	4
6. Эксцентричность пупка			1		2	1				4	4
8. Конечный диаметр раковины			1		1	1				3	3
7. Восстановление ребер вблизи конечного устья			1		1					2	2
9. Характер рассеченности лопастной линии	1			1						2	2

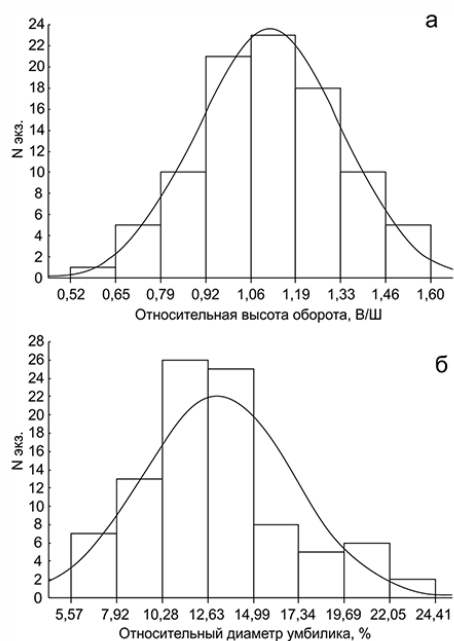
Как видно, большинство специалистов важнейшим видоспецифическим признаком у *Arcticoceras* признают особенности ребристости и, в меньшей степени, относительную высоту или ширину раковины (оборота). Если же учитывать только пригодные виды, то важнейший признак – относительная высота оборота. В этой связи важно выяснить, насколько эти признаки действительно диагностичны. В литературе неоднократно указывалось (Callomon, 1993, Митта, Сельцер, 2002) на их высокую вариабельность, препятствующую надежному распознаванию видов арктоцефалитин. Поэтому можно предполагать, что принципы демаркации видов, рассмотренные выше, в целом, не способны выявить реальные таксономические различия. Этому способствует и то обстоятельство, что в изучении *Arcticoceras* ряд признаков не используется вообще, например коэффициент ветвления ребер. Также упомянутые виды практически не изучены и не сравниваются по указанным признакам на разных стадиях морфогенеза, а различия проводятся, в основном, по взрослым оборотам.

Изучение изменчивости видоспецифических признаков позволит разработать критерии сходства и отличия видов и оценить реальное морфологическое разнообразие видов внутри рода. Для оценки изменчивости составлена база данных, которая включает измерения 90 экземпляров *Arcticoceras* по стандартным морфологическим признакам. Эту выборку составляют 31 экземпляров из личных сборов и музейных коллекций из разрезов

Тимано-Печорского района, и 59 экземпляров, изображенные в различных публикациях, в т.ч. все номенклатурные типы. Дополнительно измерены некоторые *Arctocephalites* Spath (24 экз.) и *Greencephalites* Repin (7 экз.), в основном номенклатурные типы и топотипы.

### Относительная высота оборота (ОВО)

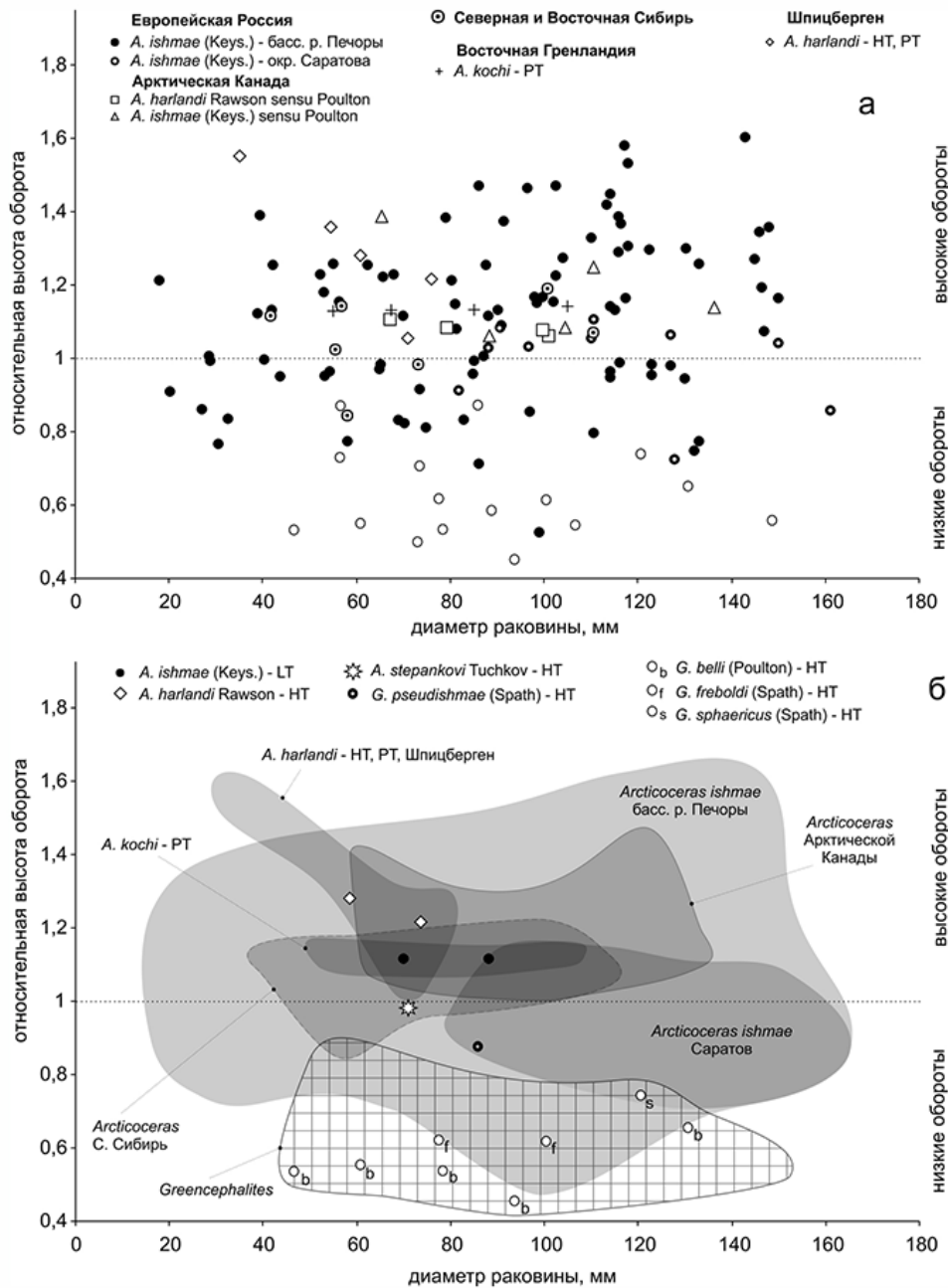
Этот признак, вычисляемый как отношение высоты оборота к его ширине, является одним из наиболее используемых параметров, отражающих пропорции поперечного сечения раковины. Для анализа распределения было получено 95 измерений по 47 экземплярам *Arcticoceras* из Европейской России (бассейн р. Печоры и окрестностей Саратова) и 67 измерений по 48 экземплярам *Arcticoceras*, *Greencephalites* и типовых *Arctocephalites* из арктических разрезов Восточной Гренландии, Шпицбергена, Арктической Канады, Северной и Восточной Сибири. Часть измерений сделано по фотографиям, поэтому их значения могут незначительно отличаться от оригинальных.



**Рисунок 1.5.2.** Распределение экземпляров *Arcticoceras ishmae* (Keys.) из разрезов бассейна р. Печоры (р. Ижма и р. Адзьва) по относительной высоте оборотов (а) и относительному диаметру умбилика (б). Эмпирическое распределение показано гистограммой, теоретическое – гауссовой кривой (из [Киселев, 2020а]).

Арктикоцерасы из бассейна р. Печоры находятся в широком диапазоне изменчивости ОВО (табл. 6, фиг. 1-8, табл. 7, фиг. 1-4), от сильно уплощенных в боковом направлении дискоконических оборотов (ОВО=1,6), до сильно вздутых сфероконических оборотов (ОВО около 0,52). Такая амплитуда значений показывает весьма высокую изменчивость (стандартное отклонение 13,2%). Она наблюдается при различном диаметре раковины, от ранних оборотов (около 20 мм) до конечной жилой камеры (от 110 до 160 мм). Это свидетельствует о том, что никакой тенденции в изменении пропорций раковины в морфогенезе у арктикоцерасов не происходит. В целом, у большинства экземпляров

(если не у всех) ОВО с возрастом практически не меняется в морфогенезе, поэтому те или иные пропорции раковины закладываются на ранних стадиях развития и затем сохраняются до терминальной стадии.



**Рисунок 1.5.3.** Распределение экземпляров арктоцефалитин (*Arcticoceras* и *Greencephalites*) верхнего байоса, нижнего и среднего бата по относительной высоте оборотов и диаметру раковины. а – все экземпляры; б – номенклатурные типы и морфологические ареалы. Сплошной заливкой показаны морфологические ареалы *Arcticoceras*, сетчатой заливкой – *Greencephalites* (из [Киселев, 2020a]).

Распределение вариант ОВО по экземплярам арктикоцерасов из бассейна р. Печоры соответствует нормальному закону и, следовательно, является однородным (рис. 1.5.2а, 1.5.3). Между образцами с полярными значениями пропорций поперечного сечения оборота наблюдаются плавные ряды переходных форм для каждой стадии морфогенеза. Эти ряды получены из выборок популяций разных районов бассейна р. Печоры - из разрезов на р. Ижме (табл. 6, фиг. 5-8) и р. Адзье (табл. 6, фиг. 1-4). Поэтому, несмотря на столь высокую амплитуду значений данного признака, все экземпляры из данной

выборки, даже с маргинальными значениями параметра, следует относить к одному виду и рассматривать не более чем морфы или вариации.

Экземпляры с высокими оборотами ( $OBO > 1$ ), в целом, соответствуют лектотипу *A. ishmae*, поэтому могут относиться к типичным разновидностям данного вида - *A. ishmae* morpha *ishmae* (табл. 6, фиг. 1,5,6, табл. 7, фиг. 3, 4). Экземпляры с примерно изометричными оборотами ( $OBO = 1$ ) нередко описывались под различными названиями, но чаще всего не относились к *A. ishmae*. В частности, подобная форма из порога Съелом р. Ижмы была описана в работе Д.Н. Соколова (1912, с. 14,15) под названием *Macrocephalites krylowi* Milach. (табл. 6, фиг. 3, табл. 7, фиг. 2). Позднее, Мелединой (1987) было показано, что данный экземпляр относится к роду *Arcticoceras*, а по видоспецифическим признакам он наиболее близок к *A. harlandi*. По мнению В.В. Митта (Митта, Сельцер, 2002, с. 20, 21) он в полной мере может быть определен как *A. harlandi*.

Между тем, ни один из типовых экземпляров *A. harlandi*, изображенных в статье Раусона (Rawson, 1982, pl. 2, f. 1-5), не характеризуется вздутыми или изометрическими средними или взрослыми оборотами (рис. 1.5.3). Кроме того, голотип вида имеет более высокие обороты, чем лектотип *A. ishmae*, а другие образцы из типовой серии отличаются еще более высокими значениями  $OBO$ , чем голотип. В этой связи представление о вздутом морфотипе *A. harlandi*, который рассматривается как наиболее типичный для данного вида некоторыми авторами (но не автором вида), следует считать ошибочным.

Наиболее близок к экземпляру Соколова голотип вида *A. stepankovi*, как по форме оборотов, так и по скульптуре. Поэтому вариации *A. ishmae* с таким морфотипом будут обозначены в данной работе как *A. ishmae* morpha *stepankovi* (табл. 6, фиг. 2,3,7).

Экземпляры с очень низкими, часто кадиконическими оборотами, встречаются в выборках арктоцефалитин зоны *Ishmae* весьма редко. У Спэта (Spath, 1932) подобные формы отнесены к роду *Cadoceras*, а в современных работах они чаще всего определяются как представители родов *Arctocepalites* (Митта, Сельцер, 2002, т. 4, ф. 1; Митта, 2009, т. 2, ф. 2) и *Greencepalites* (Репин и др., 2007б, с. 134; Митта, Альсен, 2013, фототабл, фиг. 2; Mitta et al., 2015, f. 7). Только Дж. Калломон (Callomon, 1993, p. 100) такие экземпляры рассматривал как экстремально вздутую морфу *A. ishmae*. К ним он отнес ранее выделенный гренландский вид *A. pseudishmae* (Spath) (голотип: Spath, 1932, pl. VIII, f. 6), происходящий из арктикоцерасовых слоев (зона *Ishmae*, фауна 16, по Callomon, 1993). В бассейне Печоры такие экземпляры найдены в разрезах Адзвы (табл. 6, фиг. 4, табл. 7, фиг. 1) и Ижмы (табл. 6, фиг. 5) и обозначаются здесь как *A. ishmae* morpha *pseudishmae*. Вероятно, к этой же морфе следует относить все экземпляры со вздутыми оборотами из

зоны *Ishmae* окрестностей Саратова (Митта, Сельцер, 2002, т. 4, ф. 1; Mitta et al., 2015, f. 7).

Остальные арктоцефалитины из саратовских разрезов (Сокурский карьер), определяемые как *A. ishmae* и *A. harlandi* в работах В.В. Митта (Митта, Сельцер, 2002; Mitta et al., 2014), здесь рассматриваются как вышеупомянутые вариации *A. ishmae*. Поле изменчивости саратовских арктикоцерасов (по 10 измерениям) не распространяется за пределы поля *A. ishmae* бассейна Печоры и занимает, в основном, правую ее часть. Из них 7 измерений характеризует экземпляры с высокими оборотами, характерными для *A. ishmae morpho ishmae*. К той же морфе по ОВО могут быть отнесены и все типовые экземпляры *A. kochi* и, в меньшей степени, *Arcticoceras* из Арктической Канады (Юкон), описанные Пултоном (Poulton, 1987) как *A. ishmae* и *A. harlandi*. Однако, отличия по другим признакам (см. ниже) позволяют рассматривать юконские экземпляры как самостоятельные хроноподвиды *A. ishmae*.

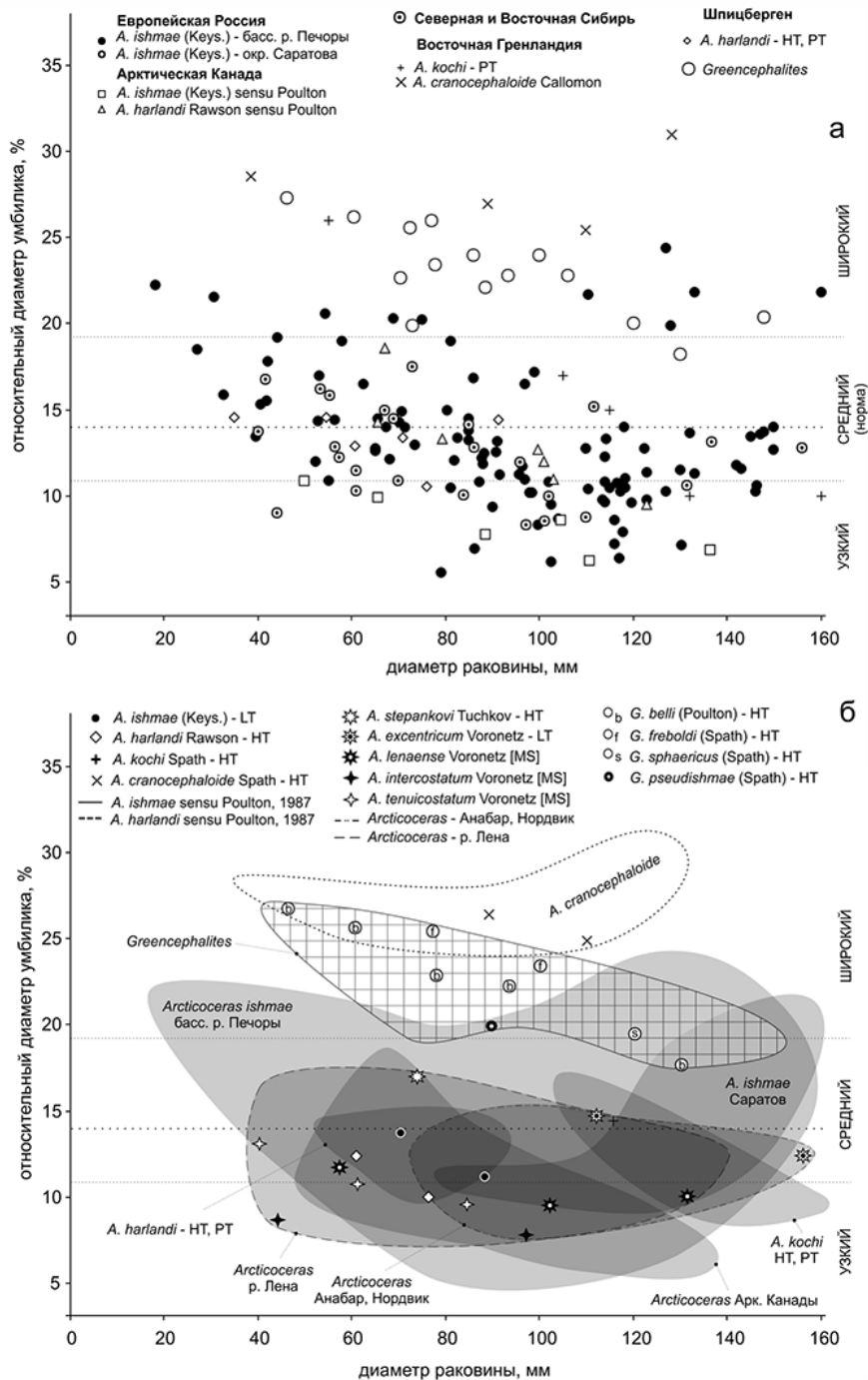
В целом, можно констатировать, что признак, характеризующийся ОВО, не имеет большого значения для диагностики видов арктикоцерасов. Незначительные отличия среднестатистического параметра у отдельных популяций в различных регионах Бореальной надобласти, вероятно, носят случайный характер, обусловленные малым размером выборки. Соответственно, несколько выделенных видов (*A. kochi*, *A. harlandi*, *A. stepankovi*) следует считать младшими синонимами *A. ishmae*.

### Относительный диаметр умбилика (ОДУ)

Этот параметр, выражающий процентное отношение диаметра умбилика к диаметру раковины, редко рассматривается как видоспецифический признак в роде *Arcticoceras*, в первую очередь для раннебатских видов (табл. 1.5.1). Между тем, арктоцефалитины позднего байоса (*Greencephalites*) и *Arcticoceras* среднего бата отличаются от раннебатских видов вполне отчетливо весьма широким умбиликом на всех стадиях морфогенеза (рис. 1.5.4). В особенности это характерно для среднебатского *A. cranosephaloide*, у которого не наблюдается перекрытия морфологического поля ни с одним экземпляром более древних арктикоцерасов.

Раннебатские *Arcticoceras* бассейна р. Печоры, к которым относится, в первую очередь, типовой материал *A. ishmae*, характеризуются наибольшей выборкой (82 измерения по 44 экземплярам) по сравнению с выборками из других регионов (рис. 1.5.4а), и, как следствие, более высокими параметрами изменчивости ОДУ (стандартное отклонение 23,7%). Несмотря на высокую амплитуду изменчивости (ОДУ от 5,5% до 24,4%, мода 13,13%), в популяции трудно выделить какие-либо дискретные группировки,

которые можно было бы рассматривать как разные таксоны. В этой связи все экземпляры этой выборки следует относить к *A. ishmae*. Как и в случае ОВО, распределение является нормальным (рис. 1.5.26), а морфогенезе размер умбилика мало изменяется в рамках какого либо тренда и выражен одинаково, от средних оборотов до конечной жилой камеры. У отдельных экземпляров прослеживается незначительное уменьшение диаметра умбилика на взрослых оборотах, однако на конечной жилой камере большинство раковин испытывает разворачивание умбиликальной спирали и, соответственно, расширение умбилика.



**Рисунок 1.5.4.** Распределение экземпляров арктоцефалитин (*Arcticoceras* и *Greencephalites*) верхнего байоса, нижнего и среднего бата по относительному диаметру умбилика и диаметру раковины. а – все экземпляры; б – номенклатурные типы и морфологические ареалы. Сплошной заливкой показаны морфологические ареалы *Arcticoceras*, сетчатой заливкой – *Greencephalites* (из [Киселев, 2020a]).

Остальные виды раннебатских арктикоцерасов практически не выходят за пределы поля изменчивости *A. ishmae*. Расположение их морфоареалов в поле изменчивости ОДУ печорской выборки сохраняет ту же последовательность, что и в случае распределения по ОВО (рис. 1.5.46): максимальным диаметром умбилика обладают наиболее вздутые формы типа *A. ishmae* morpha *pseudishmae* и *A. ishmae* morpha *stepankovi*, в то время как экземпляры с более высокими оборотами максимально инволютны. Типовые экземпляры *A. ishmae*, *A. kochi* и *A. harlandi* почти в одинаковой степени характеризуется значениями, близкими к средним, по обоим параметрам формы раковины. Можно утверждать, что эти признаки составляют пару ковариации, что обуславливает их близкое распределение.

### Плотность первичных ребер (ППС)

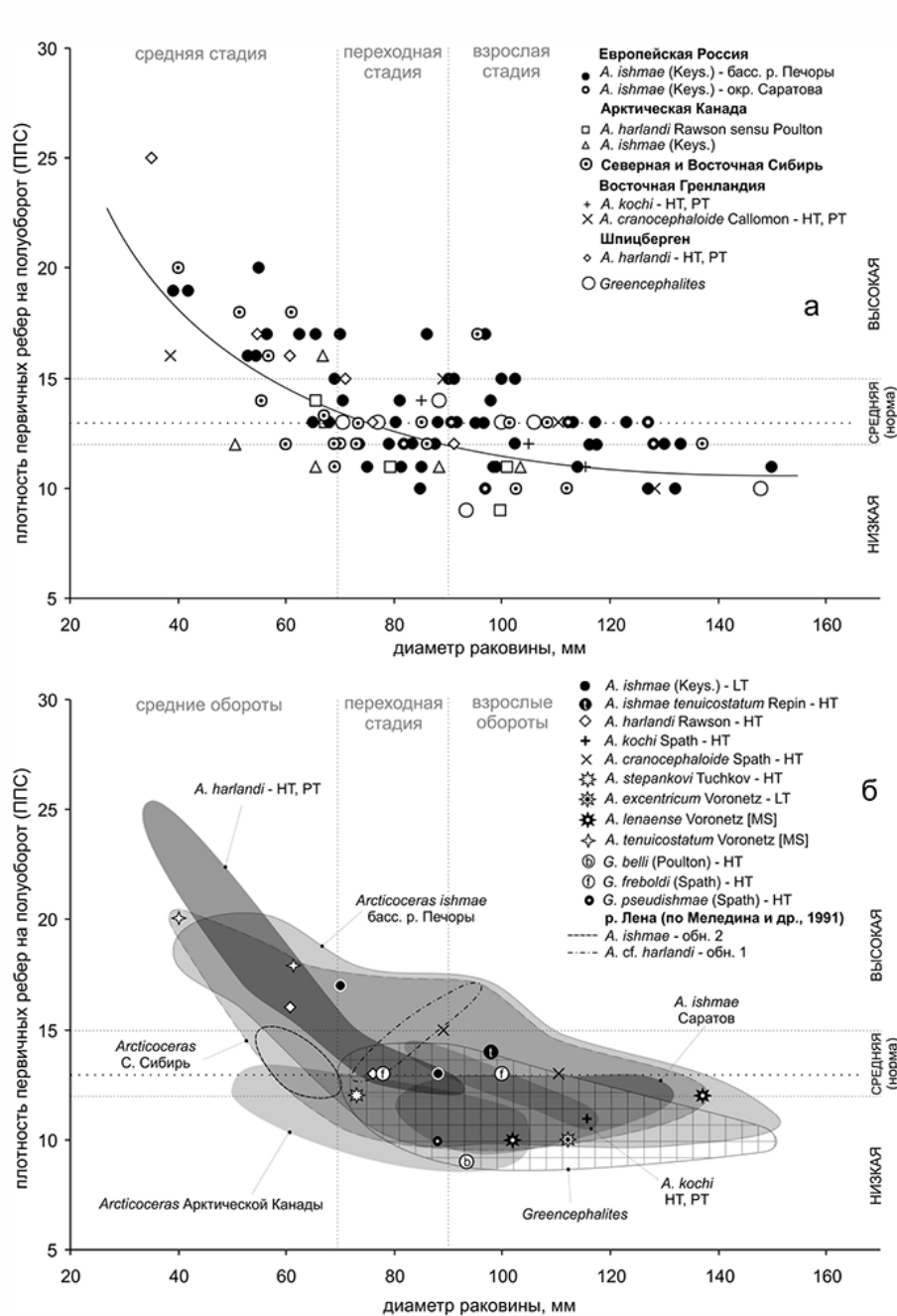
Этот признак считается большинством исследователей важнейшим для диагностики видов *Arcticoceras*. Он коррелятивно связан с рельефностью скульптуры, поэтому большинство редкорребристых экземпляров имеют более груборребристый морфотип, чем часторребристые.

В отличие от ранее рассмотренных признаков, плотность ребер изменяется в морфогенезе закономерно, образуя морфогенетический тренд: при меньшем диаметре раковины плотность ребер максимальна у большинства изученных групп, а на взрослых оборотах число ребер существенно снижается (рис. 1.5.5). Наблюдаемый тренд характеризуется хорошей корреляцией ( $r=0,64$ ) и степенной зависимостью ( $R^2=0,47$ ), что позволяет провести периодизацию морфогенеза по данному признаку - определить пограничную область между средними и взрослыми оборотами. Она проходит внутри области с диапазоном значений 70-90 мм диаметра раковины. В этом интервале находятся номенклатурные типы *Arcticoceras ishmae*, *A. harlandi*, *A. pseudishmae* и *A. stepankovi*, что облегчает сравнение и диагностику этих видов при переходном диаметре раковины.

Частота ребристости у всех изучаемых арктоцефалитин находится в интервале от 9 до 25 ребер на полуоборот, что свидетельствует о весьма высоком масштабе изменчивости (стандартное отклонение 15,7%). Это значение изменчивости, во многом, отражает онтогенетическую изменчивость (по Baets et al., 2015), поскольку ППС изменяется в морфогенезе. Для отдельных стадий развития показатель изменчивости будет существенно ниже. Так, интервале  $D=60-80$  мм стандартное отклонение составляет примерно 12,15%, а при  $D=100-150$  мм оно уже около 9,3%.

Нормальные (средние) значения плотности ребер находятся в интервале от 12 до 15 ребер, соответственно, низкая плотность составляет менее 12 ребер, а высокая - более 15.





**Рисунок 1.5.5.** Распределение экземпляров арктоцефалитин (*Arcticoceras* и *Greencephalites*) верхнего байоса, нижнего и среднего бата по плотности первичных ребер и диаметру раковины. а – все экземпляры; б – номенклатурные типы и морфологические ареалы. Сплошной заливкой показаны морфологические ареалы *Arcticoceras*, сетчатой заливкой – *Greencephalites* (из [Киселев, 2020a]).

Большую часть морфологического пространства плотности скульптуры занимает выборка арктикоцерасов бассейна р. Печоры, у которых данный признак изменяется от 10 до 20 ребер на полуоборот (стандартное отклонение 15%). Таким образом, печорский материал характеризует поведение данного признака наиболее полно среди всех изученных арктоцефалитин. Около 50% этой выборки составляют экземпляры с нормальной (средней) плотностью ребер (таб. 1.5-2).

**Таблица 1.5.2.** Размер выборки и распределение *Arcticoceras* и других арктоцефалитин по группам плотности скульптуры по номинальному числу измерений (N) и в процентах. Границы между группами вычислены статистически по методу среднего арифметического.

Таксоны арктоцефалитин	Плотность первичных ребер					
	Низкая <12 ребер		Средняя – НОРМА 12-15 ребер		Высокая >15 ребер	
	N	%	N	%	N	%
<i>A. ishmae</i> (Keys.) Европейской России	<b>11</b>	21,5	<b>29</b>	56,9	<b>11</b>	21,5
<i>A. ishmae</i> (Keys.) бассейна р. Печоры	<b>10</b>	21,3	<b>25</b>	53,2	<b>12</b>	25,5
<i>A. ishmae</i> (Keys.) окрестностей Саратова	<b>1</b>	20	<b>4</b>	80	<b>0</b>	0
<i>A. ishmae</i> (Keys.) sensu Mitta <sup>1</sup> (бассейн р. Печоры, Саратов)	<b>1</b>	16,7	<b>2</b>	33,3	<b>3</b>	50
<i>A. harlandi</i> Rawson sensu Mitta <sup>1</sup> (бассейн р. Печоры, Саратов)	<b>3</b>	30	<b>7</b>	70	<b>0</b>	0
<i>A. kochi</i> Spath, типовая серия, В. Гренландия	<b>1</b>	50	<b>1</b>	50	<b>0</b>	0
<i>Arcticoceras</i> Северной и Восточной Сибири	<b>3</b>	18,75	<b>9</b>	56,2	<b>4</b>	25
<i>A. harlandi</i> Rawson, типовая серия, Шпицберген	<b>0</b>	0	<b>3</b>	50	<b>3</b>	50
<i>Arcticoceras</i> Арктической Канады	<b>6</b>	75	<b>2</b>	25	<b>0</b>	0
<i>A. ishmae</i> (Keys.) sensu Poulton, 1987	<b>2</b>	100	<b>0</b>	0	<b>0</b>	0
<i>Arcticoceras harlandi</i> Rawson sensu Poulton, 1987	<b>3</b>	75	<b>1</b>	25	<b>0</b>	0
<i>A. cranocephaloide</i> Call., типовая серия, В. Гренландия	<b>1</b>	25	<b>2</b>	50	<b>1</b>	25
<i>Greencephalites</i> верхнего байоса Арктики	<b>2</b>	28,6	<b>5</b>	71,4	<b>0</b>	0

<sup>1</sup> Митта, Сельцер, 2002; Митта, 2009; Mitta et al., 2015

Материал из других регионов гораздо меньше печорского, поэтому дает несколько отличающееся распределение, но, в целом, морфологические ареалы различных популяций *Arcticoceras* практически не выходят за пределы мифологического поля печорской выборки (табл. 1.5.2, рис. 1.5.5). Можно констатировать, что плотность скульптуры, по крайней мере, для раннебатских арктикоцерасов, не имеет таксономического значения. Об этом дополнительно свидетельствует и факт совпадения морфоареалов этой группы с позднебайосскими (*Greencephalites*) и среднебатскими *A. cranocephaloide*, которые хорошо разделяются по другим признакам - пропорциям поперечного сечения и относительному диаметру умбилика.

Ошибочность диагностики видов по ППС объясняется и чисто субъективными причинами. Разберем это на примере вида *A. harlandi*. Типовой материал из Шпицбергена (Земля Короля Карла) характеризуется средними (голотип) и высокими (два паратипа) значениями плотности ребер (таб. 1.5.2). Голотип вида почти не отличим по ППС от лектотипа *A. ishmae* (рис. 1.5.5б), а тонкорребристые паратипы обладают наибольшей плотностью из всех измеренных арктикоцерасов. Тем не менее, у многих авторов сложилось устойчивое убеждение, что *A. harlandi* обладает непременно редко- и груборребристым морфотипом в сочетании с низким поперечным сечением, по сравнению с *A. ishmae*. Это представление было одновременно и независимо сформулировано Пултоном (Poulton, 1987) и Мелединой (1987), а не автором вида, после чего поддержано другими специалистами. Возможно, такое мнение сложилось из-за особого внимания исследователей к одному из паратипов (Rawson, 1982, pl. 2. fig. 7), который действительно обладает более грубыми ребрами. Тем не менее, плотность ребер у этого экземпляра

находится в средней (нормальной) области, как и у типичных *A. ishmae*. Характерно, что сам Пултон в выборку *A. ishmae* поместил экземпляры только с низкой ППС, в то время как у *A. harlandi* оставлял экземпляры и со средней плотностью (таб. 1.5.2).

Другим примером недооценки изменчивости видов по ППС может служить диагностика арктикоцерасов в разрезе Атыркан на р. Лене (северная часть Чекуровской антиклинали, по Меледина, 1991), использованная в неопубликованной работе Н.С. Воронец и Е.С. Ершовой (1963). Арктикоцерасы собраны из одного горизонта, подошвы слоя 1, при этом редкорребристые и часторребристые экземпляры отнесены к разным видам, которым даны новые названия - *A. intercostatum* (редкорребристый вид) и *A. tenuicostatum* (часторребристый вид) (табл. 8, фиг. 2,3). Обе формы ничем не отличаются от различных морф печорских арктикоцерасов и, по нашему мнению, должны быть отнесены к *A. ishmae*.

### Форма наклона ребер

Этот признак рассматривается многими специалистами как один из важнейших для диагностики видов *Arcticoceras* (таб. 1.5.1). Он может быть выражен, как минимум, с помощью двух параметров: углом наклона ребер по направлению к устьевой части раковины и кривизной изгиба ребер в привентральной области. У всех арктикоцерасов ребра прорзиродиатные, характеризующиеся небольшим углом наклона, который может незначительно меняться от 6 до 30 градусов. При этом величина наклона ребер прямо пропорциональна их кривизне: более наклоненные ребра серповидно изогнуты, как это выражено у типичных разновидностей *A. ishmae* или *A. kochi*, в то время как ребра с более радиальным направлением обычно спрямленные, как у форм, часто определяемых как *A. harlandi* или *A. excentricum*. Таким образом, эти признаки составляют ковариационную пару.

Изучение наиболее массового материала из нижнебатских арктикоцерасовых слоев из бассейна р. Печоры показало, что параметры изгиба ребер незначительно коррелируют с формой поперечного сечения оборотов ( $r=0,53$ ): раковины с высокими оборотами покрыты более наклоненными и серповидно изогнутыми ребрами, в то время как экземпляры с низким поперечным сечением характеризуются спрямленными и более радиальными ребрами. Таким образом, эти признаки также образуют пару ковариации. Как было показано выше, относительная высота оборота сильно варьирует в пределах вида и не имеет значения для диагностики арктикоцерасов. В этой связи любые параметры формы изгиба ребер можно рассматривать исключительно как проявление изменчивости и характеризовать отдельные морфы *A. ishmae*. Наибольшим изгибом ребер обладает *A. ishmae* морфа *ishmae* (табл. 6, фиг. 5), средняя и минимальная степень изгиба

свойственна *A. ishmae* морфа *stepankovi* (табл. 6, фиг. 3,7) и *A. ishmae* морфа *pseudishmae* (табл. 6, фиг. 8). В пределах каждой морфы также наблюдается небольшая изменчивость изгиба ребер. Так, для тонкорестристых экземпляров, в целом, характерен наиболее сильный изгиб ребер, однако нередки варианты со спрямленными ребрами. С другой стороны, у экземпляров с очень низкими оборотами ( $OBO=0,5-0,6$ ) наклон ребер может быть несколько выше (табл. 6, фиг. 4), чем у отдельных экземпляров с изометричными оборотами. Такую же изменчивость можно наблюдать и у байосских арктоцефалитин, характеризующихся вздутым морфотипом оборотов. Так, у *Arctocephalites* ex gr. *sphaericus* Spath наклон ребер может сильно меняться независимо от высоты оборотов: у паратипа вида (Spath, 1932, pl. XVI, fig. 5) ребра прямые и субрадиальные, а у форм, обозначенных как *A. cf. sphaericus* Spath (Callomon, 1979, pl. 1, fig. 2, 3) они имеют сильный наклон, но без характерного выгиба в сторону устья.

Таким образом, изгиб ребер не имеет большого значения для диагностики видов арктикоцерасов. В такой же мере это может относиться и к другим арктоцефалитинам.

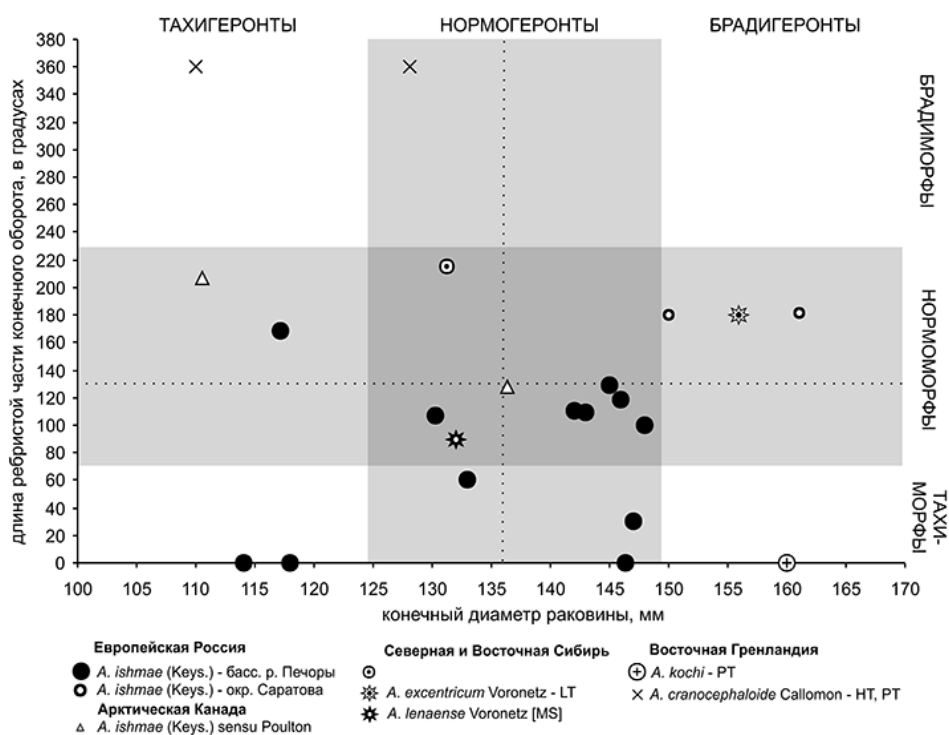
### 1.5.2. Изменчивость скорости морфогенеза и систематика

Изменчивость скорости развития у *Arcticoceras*, как и у других аммонитов, выражается неодновременным появлением у разных особей характерных признаков, по которым может осуществляться периодизация морфогенеза (онтогенеза). К таким признакам в первую очередь относится конечный диаметр раковины, сглаживание ребристости на конечной жилой камере, изменение показателя ветвления ребер в морфогенезе и плотность первичных ребер. Эти признаки иногда рассматриваются как диагностические для некоторых видов *Arcticoceras* (Меледина, 1973, 1987; Poulton, 1987; Callomon, 1993). Терминальная раковина (конечная жилая камера) у арктикоцерасов легко различается по наличию ряда специфических особенностей, к которым относятся следующие: конечное устье с выростом на вентральной стороне; глубокий предустьевой пережим, заметный, в основном, на ядрах; небольшой разворот умбилика и постепенное или резкое сглаживание скульптуры вплоть до полного ее исчезновения.

*Конечный диаметр раковины* (КД), измеряемый вблизи конечного устья, характеризует момент естественного завершения онтогенеза (сенильную стадию). У арктикоцерасов он варьирует в широких пределах, от 110 мм до 161 мм. Среднее значение, фиксирующее норму, составляет 128 мм. Все экземпляры, имеющие меньший конечный диаметр, следует рассматривать, как быстро стареющие, или тахигеронтные (табл. 9, фиг. 4). Соответственно, экземпляры с большим конечным диаметром являются брадигеронтными (табл. 10, фиг. 1, 5). Область нормогеронтности (преимущественно

нормальных значений вблизи среднего) определяется статистически и для данной выборки соответствует интервалу значений от 123,7 мм до 149,5 мм. В этой области находится 13 экземпляров, из которых 9 происходят из разрезов бассейна р. Печоры (табл. 9, фиг. 2, 3), 2 экземпляра из С. Сибири, 2 экземпляра из В. Гренландии и один из Юкона (рис. 1.5.6). К тахигеронтной области значений (КД меньше 123,7 мм) относятся экземпляры, в основном, из тех же регионов, за исключением Сибири. В брадигеронтной области (КД больше 149,5 мм) печорские экземпляры отсутствуют, но появляются экземпляры из окрестностей Саратова, а также из Северной Сибири и В. Гренландии.

В данной картине не наблюдается никакой существенной закономерности, в особенности если учесть недостаточность выборки по большинству регионов, кроме Тимано-Печорского. Изменчивость печорских арктикоцерасов можно считать умеренной (коэффициент вариации 8,2%). Оценить изменчивость популяций других регионов на имеющемся материале затруднительно. Однако, если принять масштаб изменчивости печорской популяции как естественную для *Arcticoceras*, то диапазон изменчивости арктических популяций должен быть существенно шире.



**Рисунок 1.5.6.** Распределение экземпляров *Arcticoceras* нижнего и среднего бата по размеру зоны ребристости на терминальном обороте и конечному диаметру раковины. Сплошной заливкой показаны области нормы для конечного диаметра и сохранности ребер (из [Киселев, 2020a]).

*Сглаживание ребристости на конечной жилой камере*

У *Arcticoceras*, как и у большинства арктоцефалитин, на терминальном обороте и конечной жилой камере происходит редукция скульптуры вплоть до полного ее исчезновения, вследствие чего наступает стадия гладкой раковины. При этом область терминального оборота, покрытая скульптурой ( $L_r$ ), по размеру может отличаться у разных видов, поэтому угловая длина этой области может иметь диагностическое значение. В частности, С. В. Мелединой (1987) предполагалось, что *A. harlandi* отличается от *A. ishmae*, помимо комплекса других отличительных признаков, более поздним сглаживанием ребер. Вероятно, этот признак действительно может быть видоспецифичным при условии стабильности его проявления в морфогенезе, обусловленной низкой изменчивостью.

Для проверки этой гипотезы изучена выборка экземпляров *Arcticoceras* на стадии терминальной раковины, у которых измерена длина гладкой и скульптурированной части в угловых величинах. Наибольшую часть выборки составляют экземпляры из бассейна р. Печоры, на основе которой можно судить о масштабах и диапазоне изменчивости этого признака.

Среди арктикоцерасов печорской выборки встречаются экземпляры совершенно гладкие ( $L_r=0^\circ$ , табл. 9, фиг. 4, 5) и частично ребристые ( $360^\circ > L_r > 0^\circ$ , табл. 9, фиг. 1-3,6), при этом отсутствуют экземпляры, полностью покрытые скульптурой ( $L_r=360^\circ$ ). Длина ребристой части терминального оборота изменяется от  $0^\circ$  до  $169^\circ$  градусов, среднее значение составляет около  $77,7^\circ$ . Изменчивость этого признака очень высока (коэффициент вариации 64%).

Таким образом, положение точки сглаживания скульптуры у печорских *A. ishmae* изменяется в настолько широких пределах, что вряд ли этот признак может рассматриваться как таксономический. Наиболее вероятное объяснение столь существенных колебаний признака связано с изменением скорости морфогенеза. Поскольку ребристость свойственна более ранним стадиям развития (средние обороты), а гладкая раковина терминальной стадии, то колебание точки сглаживания ребер отражает замедление или ускорение развития. Увеличение размера ребристой части конечного оборота свидетельствует о замедлении развития, или брадиморфии, и, наоборот, увеличении сектора гладкой раковины является признаком ускоренного развития – тахиморфии.

Диапазон изменчивости всех раннебатских *Arcticoceras*, включая также экземпляры *A. ishmae* из окрестностей Саратова и различных регионов Арктики, несколько превышает таковой печорской популяции:  $L_r=0^\circ-215^\circ$ , между тем коэффициент вариации для всей выборки немного меньше – 53,5%. Это свидетельствует о том, что изменение скорости

морфогенеза у всех раннебатских арктикоцерасов происходит примерно в одних и тех же границах.

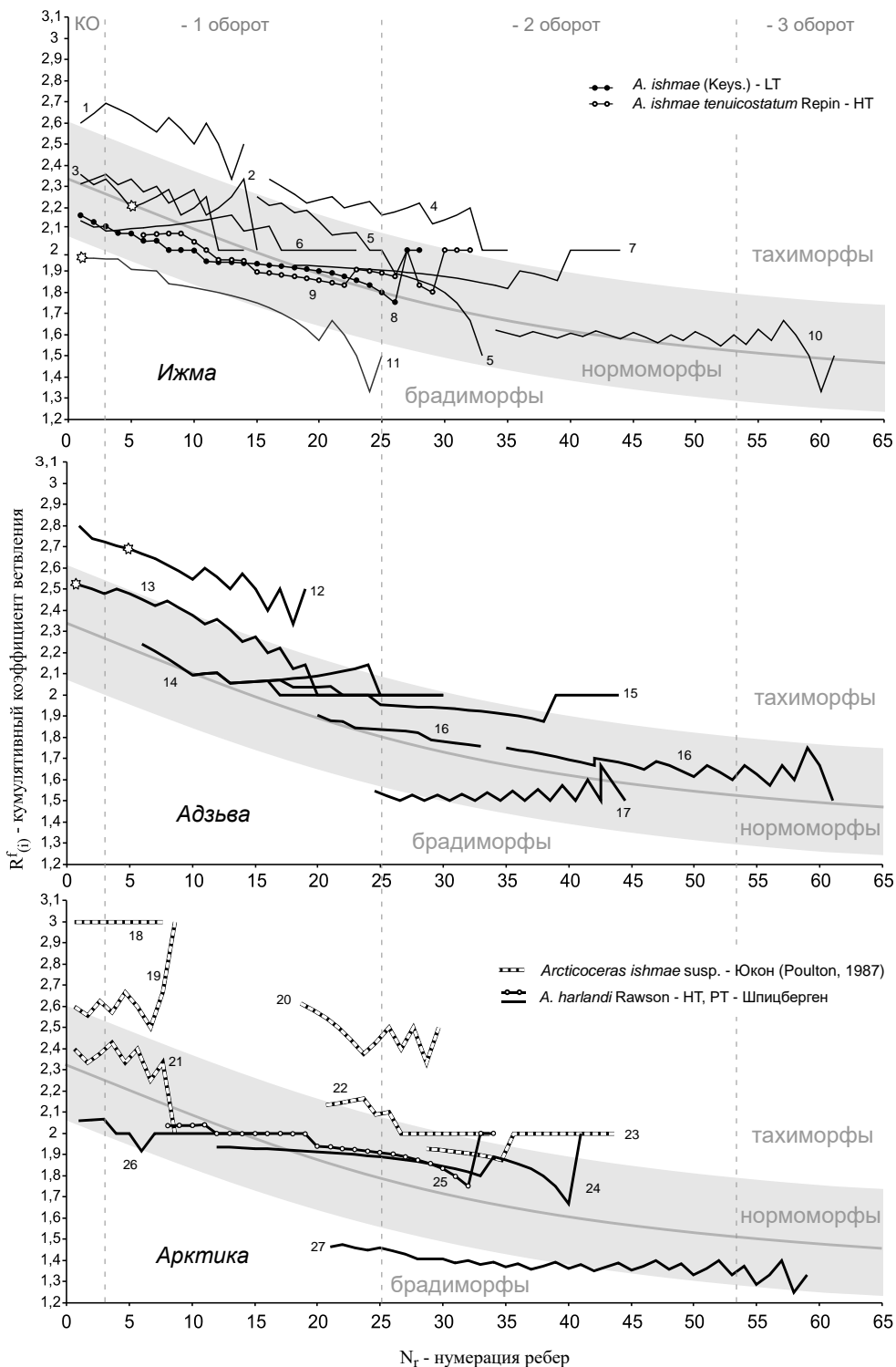
В отличие от *A. ishmae* арктикоцерасы среднего бата (*A. cranocephaloide*) отличаются отсутствием стадии гладкой раковины ( $L_r=360^\circ$ ). Если включить в выборку *Arcticoceras* экземпляры как из раннего, так и среднего бата, то картина изменчивости несколько меняется: повышается среднее значение положения точки сглаживания ребер ( $129^\circ$ ) и стандартное отклонение (58%). Область нормоморфных экземпляров находится в диапазоне  $L_r=70^\circ-231,7^\circ$ . Более низкие значения, вплоть до  $L_r=0^\circ$ , характеризуют область тахиморфных особей, более высокие – область брадиморфных. Раннебатские популяции не переходят в брадиморфную область и преобладают в нормоморфной (63% экземпляров)

*Ветвление ребер.* У арктикоцерасов ветвление первичных ребер приводит к появлению двураздельных или трёхраздельных вторичных ребер, при этом одно из вторичных ребер при неплотном прилегании к точке ветвления может рассматриваться как вставное. На средних оборотах ( $D=30-60$  мм) преобладают двойные ребра, иногда чередующиеся с простыми, что выражается низким коэффициентом ветвления (от 1 до 2). На взрослых оборотах (при  $D>50-60$  мм), на последнем обороте перед КЖК, простые ребра обычно заменяются двойными, появляются тройные ребра, что увеличивает коэффициент ветвления иногда до 3. Таким образом, низкий показатель ветвления характеризует более молодые стадии развития, а с возрастом он увеличивается. Соответственно, изменчивость в скорости развития по признаку ветвлению ребер может проявляться или в понижении коэффициента ветвления на взрослых оборотах (брадиморфия), или в повышении коэффициента ветвления на средних и ранних оборотах (тахиморфия).

Для анализа развития стилия ветвления ребер в морфогенезе в данной работе используется специальный показатель - кумулятивный коэффициент ветвления  $R_{(i)}^f$ . Он вычисляется для каждого ребра как среднее арифметическое коэффициентов ветвления  $R^f$  всех предшествующих ребер:  $R_{(i)}^f=1/n(R_{(1)}^f+\dots+R_{(n)}^f)$ . Каждый экземпляр представлен морфогенетической кривой, длина которой соответствует числу наблюдаемых ребер. Экземпляры разного морфогенетического возраста могут быть сопоставлены друг с другом по диаметру раковины методом пропорций с возможной ошибкой около 4-5 ребер. Выборка любой популяции представляет совокупность особей с различным уровнем тахиморфии или брадиморфии (**рис. 1.5.7**).

Изменение скорости развития рассматриваемого признака хорошо проявляется на двух последних оборотах перед стадией гладкой раковины. На взрослой стадии

(последний оборот перед стадией гладкой раковины) брадиморфные экземпляры характеризуются показателем ветвления меньше 2,1, нормоморфные экземпляры находятся в интервале 2,1-2,6 и тахиморфные – выше 2,6. На средних стадиях развития эти границы определяются меньшими значениями показателя ветвления: брадиморфные особи находятся в области значений меньше 1,2-1,6, нормоморфные – 1,8-2,1, и тахиморфные – более высокими значениями. Распределение морфогенетических кривых показывает следующее:



**Рисунок 1.5.7.** Изменение кумулятивного коэффициента ветвления  $R_f^{(i)}$  в морфогенезе экземпляров *Arcticoceras ishmae* (Keys.) из различных регионов Бореальной области. По горизонтальной оси отложен  $N_r$  - порядковый номер ребер, при этом минимальное значение ( $N_r=0$ ) соответствует последнему ребру перед стадией гладкой раковины. HT – голотип, LT- лектотип, PT-паратип. Вертикальными пунктирными линиями показано усредненное положение границ оборотов (КО – конечный оборот). Звездочкой обозначено начало конечной жилой камеры. Номерами обозначены индивидуальные экземпляры (см. в [Киселев, 2020б])



А. Большинство экземпляров характеризуется индивидуальным трендом развития ветвления, который, в целом, определяется или высокими значениями по всей морфогенетической кривой (для особей с тахиморфным развитием) или низкими значениями (для брадиморфных особей). Это свидетельствует о том, что ускорение или замедление развития по данному признаку присуще для большей части изученного сектора морфогенеза, а не для каких-то отдельных его стадий. Каждая особь характеризуется собственными начальными условиями морфогенеза, определяющими дальнейшее развитие, поэтому относительное положение индивидуальных кривых, практически не является видоспецифическим признаком.

Б. Выборка из бассейна р. Печоры очень изменчива, тем не менее, большинство изученных экземпляров (78%) относится к нормоморфам. К этой же группе принадлежит и лектотип *A. ishmae* (рис. 1.5.7). Остальные группы – брадиморфная и тахиморфная, занимают подчиненное положение (5% и 17%). Различные популяции этого региона несколько отличаются широтой изменчивости: выборка с разрезов Адзвы включает только экземпляры из тахиморфной и нормоморфной группы, в отличие от выборки с р. Ижмы. То же самое относится к выборке арктикоцерасов из окрестностей Саратова. Вероятно, эти различия не отражают реальные провинциальные различия и носят случайный характер, обусловленный небольшим размером выборки.

В. Большинство экземпляров типовой серии *A. harlandi* находятся в нижней области нормоморфной группы и почти повторяют морфогенез лектотипа *A. ishmae*. Лишь наименьший экземпляр (Rawson, 1982, pl. 2, fig. 5) частично относится к брадиморфной группе. Арктикоцерасы с Юкона характеризуются, в основном, значениями тахиморфной группы. В этой группе они занимают высокое положение, мало свойственное *A. ishmae*. Возможно, эти отличия уже можно трактовать как таксономические.

*Сочетания индивидуальных гетерохроний.* Сопоставление картины изменчивости по трем признакам (конечный диаметр, размер зоны ребристости на КО и параметр ветвления ребер) показывает, что изменение скорости развития протекает неодинаково по разным признакам. По двум признакам можно выделить несколько типов таких сочетаний у различных экземпляров (таб. 1.5.3). Наибольшее число экземпляров находится в области нормы (N=9), однако суммарно выборка из маргинальных областей численно преобладает (N=13). Это означает, что в популяции много уклоняющихся форм, которые можно, в зависимости от субъективных предпочтений, принимать за самостоятельные виды.

**Таблица 1.5.3.** Сочетания различных модусов изменения скорости развития у *Arcticoceras* по двум признакам – размеру зоны сглаживания ребер на конечном обороте (РЗС) и конечному диаметру раковины (ряд сверху). В выборке представлены только экземпляры с полной конечной жилой камерой. Цифрами обозначено число экземпляров в каждом сочетании.

	Тахигеронтность	Нормогеронтность	Брадигеронтность	всего
Тахиморфность по РЗР	2	3	0	5
Нормоморфность по РЗР	2	9	3	14
Брадиморфность по РЗР	1	1	1	3
всего	5	13	4	22

Сочетание различных скоростей развития по трем признакам имеет более сложную картину. Можно выделить 27 видов таких сочетаний, от состояния полной тахиморфии до полной брадиморфии (таб. 1.5.4).

**Таблица 1.5.4.** Сочетания различных модусов изменения скорости развития у *Arcticoceras* по трем признакам – размеру зоны ребристости на конечном обороте (РЗР), конечному диаметру раковины (КД) и коэффициенту ветвления (КВ). В формуле сочетания первой буквой указан модус по РЗР, второй буквой – по КВ, и третьей – по КД.

	Тахигеронтность (КД)			Нормогеронтность (КД)			Брадигеронтность (КД)		
	Тахиморфия по КВ	Нормоморфия по КВ	Брадиморфия по КВ	Тахиморфия по КВ	Нормоморфия по КВ	Брадиморфия по КВ	Тахиморфия по КВ	Нормоморфия по КВ	Брадиморфия по КВ
Тахиморфия по РЗР	ТТТ	ТНТ	ТБТ	ТТН	ТНН	ТБН	ТТБ	ТНБ	ТББ
Нормоморфия по РЗР	НТТ	ННТ	НБТ	НТН	ННН	НБН	НТБ	ННБ	НББ
Брадиморфия по РЗР	БТТ	БНТ	ББТ	БТН	БНН	ББН	БТБ	БНБ	БББ

Определить частотное соотношение этих сочетаний затруднительно, поскольку в полной мере тип сочетания можно определить не у каждой раковины, а только на пригодном для разворачивания экземпляре с конечной жилой камерой или, в отдельных случаях, без КЖК, но с предпоследним оборотом, сохранившим финальные перегородки. К сожалению, имеющийся материал не позволяет это осуществить у большинства экземпляров, поэтому рассмотрим только некоторые примеры сочетаний.

ННБ-морфа: экземпляр АДЗ-2 из разреза на р. Адзъва (табл. 10, фиг. 4, рис. 1.5.7), изучен на двух последних оборотах, включая конечный. Обороты умеренно высокие, ближе к изометрическим, скульптура рельефная.

БТН-морфа: экземпляр АДЗ-7 из разреза на р. Адзъва (табл. 9, фиг. 3; табл. 10, фиг. 1; рис. 1.5.7[12]). Характеризуется изящным морфотипом - высокими оборотами, покрытыми слабо рельефной скульптурой. По  $R_{(i)}^f$  этот экземпляр находится на границе нормоморфной и тахиморфной области, а по КД – тахигеронтной и нормогеронтной.

БНБ-морфа: экземпляр Дг/2-1 из разреза на р. Дрещанка (табл. 9, фиг. 6; рис. 1.5-7[3]), найденный в нижней части слоя арктикоцерасовых песчаников. Обороты высокие, скульптура умеренно рельефная.

БББ-морфа: экземпляры полностью брадиморфные, иногда рассматриваются как типические для *A. ishmae*. Предположительно, к этому типу сочетаний может быть отнесен экземпляр из бассейна Печоры, изображенный в работе Спэта (Spath, 1932, pl. 15, fig. 7). Из нашей выборки к этому типу относится экземпляр из разреза на р. Дрещанка Dr/2-5 (табл. 10, фиг. 3, рис. 1.5.7[11]), представленный полным фрагментом с последней перегородкой. Лектотип *A. ishmae* весьма близок к этому типу, хотя и относится к нормоморфам по  $R_{(i)}^f$  (рис. 1.5.7[8]).

БТБ-морфа: экземпляры часто характеризуются весьма грубой скульптурой на взрослых оборотах. Они известны из бассейна р. Ижмы и чаще всего определяются как *A. harlandi* (Меледина, 1987, табл. 29, фиг. 1; Митта, Сельцер, 2002, табл. 3, фиг. 1) или *A. aff. cranocephaloides* (Меледина, 1987, табл. 28, фиг. 1).

БНН-морфа: экземпляр с почти полной КЖК, найденная в окрестностях Саратова (Митта, Сельцер, 2002, табл. 3, фиг. 1).

Как видно, скорость развития по всем трем признакам весьма редко изменяется в одном направлении – в сторону брадиморфии или тахиморфии. Чаще всего развитие морфотипа происходит одновременно по двум признакам.

### 1.5.3. О видовом составе рода *Arcticoceras*

Результаты изучения изменчивости арктикоцерасов, рассмотренные выше, позволяют существенно уточнить таксономический состав и филогенетические взаимоотношения поздних арктоцефалитин, а также критически оценить некоторые модели систематики этой группы аммонитов. Эти уточнения позволят внести определенные изменения в стратиграфические схемы нижнего и среднего бата Бореальной надобласти.

Среди перечня признаков, которые принято рассматривать как видоспецифические для *Arcticoceras*, диагностическое значение имеют лишь некоторые, в первую очередь относительный диаметр умбилика и размеры ребристой зоны на терминальном обороте. По этим признакам надежно отделяются среднебатские *A. cranocephaloide* от раннебатских арктикоцерасов. Среди последних явно выраженных различий, которые превышали бы порог изменчивости по каждому признаку, не наблюдается. Ни один из признаков, перечисленных в таб. 1.5.1, не пригоден для выделения более чем одного вида в пределах этой группы. Незначительные отличия между популяциями из различных регионов Арктики существенно меньше общего диапазона изменчивости *A. ishmae* бассейна р. Печоры и носят, в основном, случайный характер. В этой связи арктикоцерасы из зон *Harlandi* и *Ishmae*, выделяемых в нижнем бате на большей части Бореальной

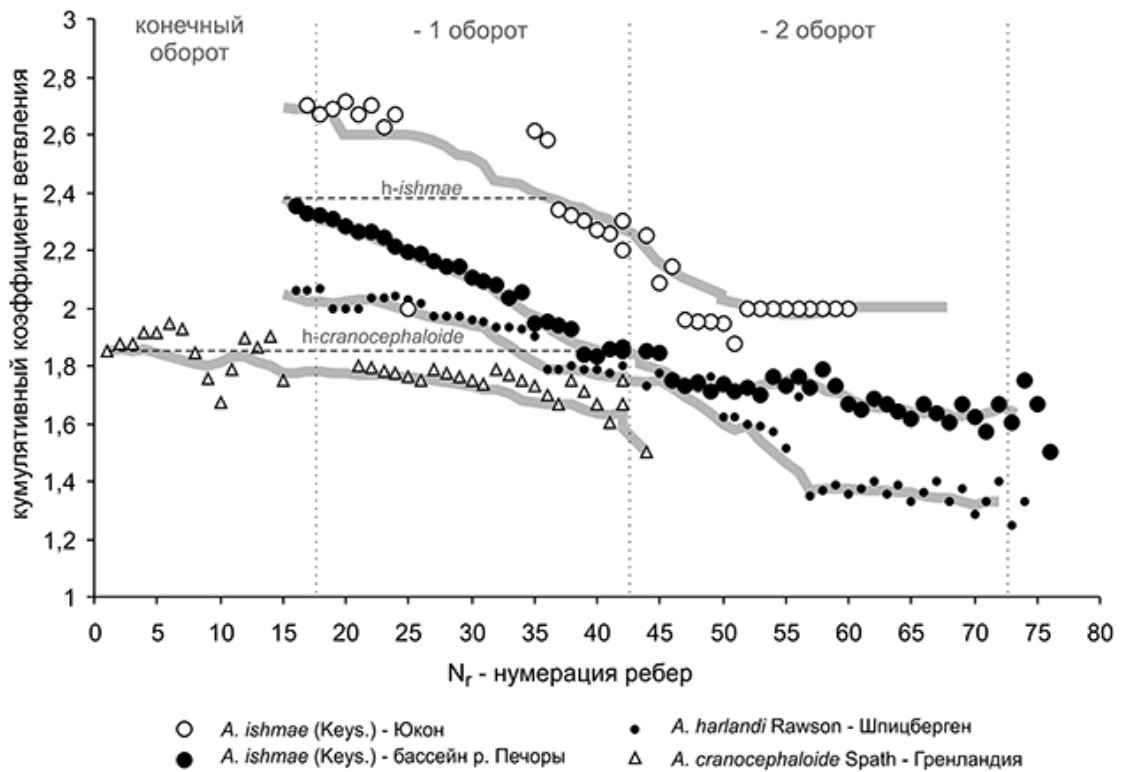
надобласти, следует рассматривать в объеме единственного вида *A. ishmae*. Различные вариации этого вида рассматриваются здесь как морфы, обозначенные пригодными, но невалидными названиями. Они являются не более чем формальными обозначениями, отражающими формы внутривидовой изменчивости. Названия морф являются условными, поскольку такие наименования не регламентируются правилами МКЗН. Тем не менее, для обозначения каждой из них выбраны приоритетные наименования. К таким морфам относятся следующие:

***A. ishmae* (Keys.) morpha *ishmae* (Keys.)**. Соответствует лектотипу вида и лучше всего различается на средних и взрослых оборотах, не достигших стадии гладкой раковины. Пропорции поперечного сечения на этих стадиях высокие, ребристость плотная или умеренно плотная, ребра серповидно изогнутые в сторону устья и характеризуются большим наклоном. Конечный оборот сильно инволютный с незначительным разворотом умбилика и высоким поперечным сечением. Этой морфе соответствует большая часть типового материала *A. harlandi*, в том числе и голотип *A. ishmae tenuicostatum* Repin и типовой материал *A. kochi*. Сюда же относятся экземпляры из бассейна р. Лены, обозначенные Н.С. Воронец как *A. lenaense* Voronetz (MS) и *A. tenuicostatum* Voronetz (MS). Эта морфа численно преобладает в имеющихся выборках и поэтому может рассматриваться как норма вида.

***A. ishmae* (Keys.) morpha *stepankovi* Tuchkov**. Редкорребристая морфа с изометричным поперечным сечением оборотов. Ребра спрямленные, характеризуются небольшими кривизной и углом наклона. К этой морфе относится голотип *A. stepankovi*, типовые оригиналы *A. excentricum* и экземпляры из различных регионов, часто определяемые как *A. harlandi*. К ним относятся *A. harlandi* sensu Meledina (Меледина, 1987, табл. 31, фиг. 1), *A. harlandi* sensu Mitta (Митта, Сельцер, 2002, табл. 1, фиг. 1, табл. 2; Митта, 2009, табл. 2, фиг. 3; Митта и др., 2011, табл. 1, фиг. 5; Mitta et al., 2014, fig. 6-1; Mitta et al., 2015, fig. 6-3). Из видов с непригодными названиями к этой же морфе, вероятно, следует относить экземпляры *A. intercostatum* Voronetz (MS) из бассейна р. Лены.

***A. ishmae* (Keys.) morpha *pseudishmae* (Spath)**. Разновидность с низкими и часто вздутыми, кадиконическими, оборотами, весьма широким умбиликом, относительно редкой ребристостью, состоящей из спрямленных, слабо наклоненных, ребер. К этой морфе Ю.С. Репин и В.В. Митта отнесли несколько груборебристых, с низким поперечным сечением, экземпляров из нижнего бата разрезов Ижмы и окрестностей Саратова, обозначенные различными видовыми названиями родов *Arctocephalites* и *Greencephalites* (Митта, Сельцер, 2002, табл. 4, фиг. 1; Mitta et al., 2015; fig. 6-7).

Две последние морфы занимают подчиненное положение по отношению к численности первой морфы, которая рассматривается как норма вида. Не исключено, что численное соотношение этих морф может меняться в различных стратиграфических интервалах или географически. Если такое смещение нормы вида будет зафиксировано статистически, то это может послужить достаточным основанием для выделения хроноподвидов или географических подвидов, однако на имеющемся материале такого рода процедуру осуществить в настоящий момент невозможно.



**Рисунок 1.5.8.** Изменение усредненного кумулятивного коэффициента ветвления  $R^f_{(i)}$  в морфогенезе *Arcticoceras ishmae* бассейна р. Печоры, Юкона, Шпицбергена и *A. cranocephaloide* Восточной Гренландии. Морфогенетические кривые построены по средним значениям  $R^f_{(i)}$  каждого ребра всех экземпляров (на рис. 2) выборки соответствующего региона. Серой линией показана линия тренда (линия фильтрации). Вертикальными пунктирными линиями показано усредненное положение границ оборотов, горизонтальными - широта педоморфоза для *A. ishmae* и *A. cranocephaloide* (из [Киселев, 2020б]).

По изученным признакам наиболее надежно можно отличать лишь преимущественно раннебатских арктикоцерасов от преимущественно среднебатских. Так, *A. cranocephaloide* (средний бат) отличается от стратиграфически предшествующего *A. ishmae* (ранний бат) кардинально, в первую очередь отсутствием стадии гладкой раковины на конечном обороте. Конечная жилая камера этого вида покрыта выраженными ребрами, чаще всего с низким коэффициентом ветвления. Вероятно, происхождение *A. cranocephaloide* обусловлено ретардацией (разновидностью педоморфоза). На это указывает присутствие на терминальной стадии развития признаков, характерных для ранних и средних оборотов раннебатских анцестральных арктикоцерасов – сохранение

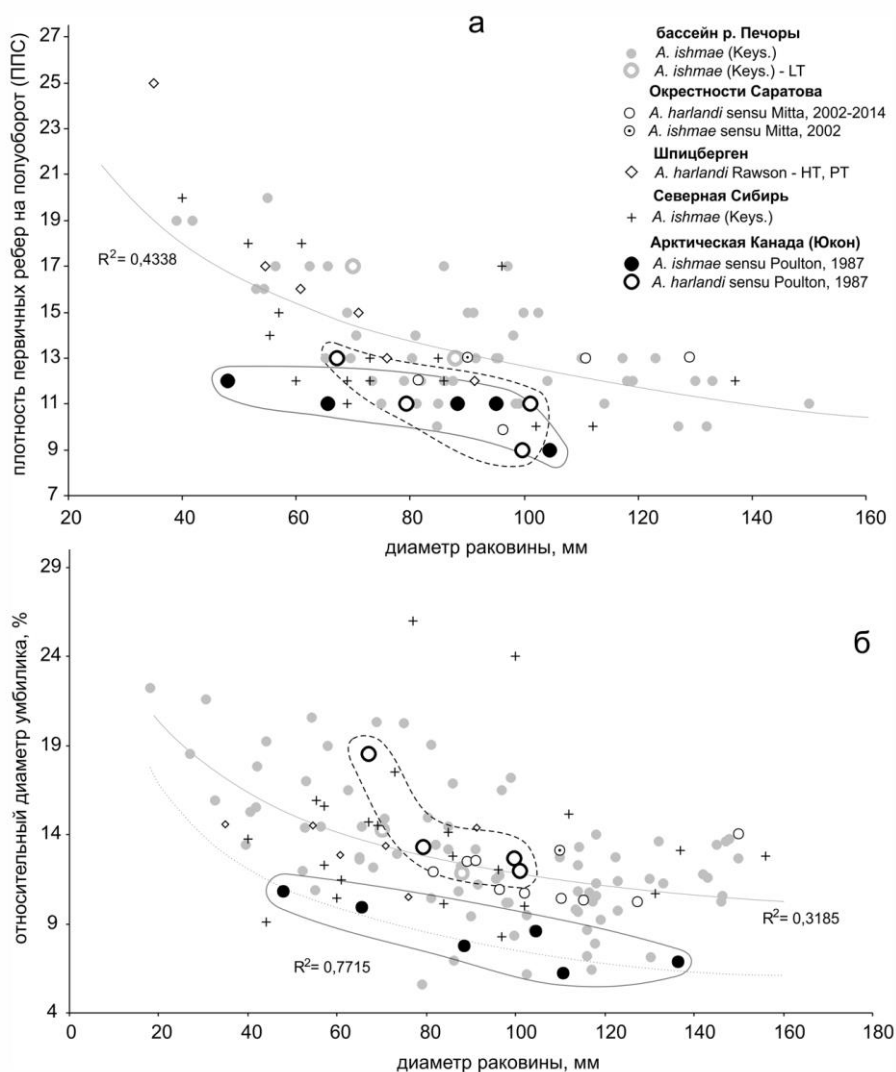
ребер с низким коэффициентом ветвления по всей длине конечной жилой камеры и большим относительным диаметром умбилика. Ширина ретардации для всех изученных признаков превышает широту индивидуальных гетерохроний, но для разных признаков данное превышение неодинаково (Киселев, 2020б). Происхождение среднебатских *Arcticoceras* обусловлено ретардацией, в основном, по двум признакам скульптуры (РЗР и КВ). Это свидетельствует о незначительной мозаичности этой гетерохронии.

Непосредственными потомками арктикоцерасов являются кадоцератины, время появления которых относится к позднему бату. Дальнейшая эволюция этой группы идет за счет изменения морфотипа конечной жилой камеры и очередного появления стадии гладкой раковины. Первые представители кадоцератин (*Cadoceras* (*Catacadoceras*) *variabile* Spath и др.) характеризуются, как и среднебатские арктикоцерасы, сохранением на КЖК ребер. Тем не менее, скульптура на конечном обороте уже несет признаки редукции. Мы видим незначительное филонтогенетическое ускорение развития, которое не приводит к появлению новой морфологической стадии в конце онтогенеза. Такой тип гетерохронии соответствует частичной акселерации или тахигении. Дальнейший путь эволюции, уже в раннекембрийском хрононе, когда взрослые обороты у кадоцератин существенно или полностью сглаживаются, происходит за счет надставок, т.е. путем полной акселерации.

Для выборки *Arcticoceras* раннего бата два признака - размер зоны сглаживания ребер на конечном обороте и конечный диаметр раковины, таксономического значения не имеют как для выделения видов, так и для более дробной, подвидовой, дифференциации. По этим признакам отличия между пригодными видами случайны и отражают лишь randomness выборки. Аналогичные результаты были получены ранее по данным изучения изменчивости других признаков раковины – пропорций поперечного сечения, диаметра умбилика и плотности ребер. По особенностям ветвления ребер (рис. 1.5.8) среди раннебатских популяций лучше обособляются арктикоцерасы Юкона (Poulton, 1987), в выборке которых преобладают тахиморфные разновидности. Среднестатистически они характеризуются более высоким коэффициентом ветвления на всех изученных стадиях морфогенеза (2,5 последних оборота) по сравнению с *A. ishmae* Тимано-Печорской области.

Заметные отличия юконских арктикоцерасов от печорских наблюдаются и по другим признакам (Киселев, 2020а). Сравнительно-морфометрическое изучение арктикоцерасов из этих слоев показывает, что с одной стороны, они, в основном, не выходят за границы поля изменчивости *A. ishmae*, а с другой имеют статистические отличия по двум признакам - относительному диаметру умбилика и частоте ребер (рис.

**1.5.9).** Умбилик у канадских экземпляров, в целом, уже (в среднем, 10,7%), чем у арктикоцерасов из других регионов (13,2% печорской выборки, 13,4% - Шпицбергена, 13,8% - Северной Сибири). Также эти формы отличаются меньшей частотой ребер – в среднем, ППС=12 ребер (у печорской выборки 14, Шпицбергена - 16, Северной Сибири – 14). При этом *A. harlandi* sensu Poulton по частоте ребер принципиально не отличается от *A. ishmae* sensu Poulton относительно совокупной выборки, но отличается существенно от выборки типовой коллекции *A. harlandi*. Иными словами, между канадскими арктикоцерасами из разных слоев и, предположительно, разных видов, различий существенно меньше, чем между популяциями других регионов, которые рассматриваются в объеме одного вида *A. harlandi*.



**Рисунок 1.5.9.** Распределение экземпляров арктоцефалитин *Arcticoceratium* нижнего бата по плотности первичных ребер (а), относительному диаметру умбилика (б) и диаметру раковины. Морфологические ареалы показаны только для выборок из разрезов Salmon Cache Canyon (Юкон) (из [Киселев, 2020а]).

То же самое относится к экземплярам *A. ishmae* sensu Poulton. Они достаточно сильно отличаются от нормы печорских *A. ishmae* очень узким умбиликом, в то время как

*A. harlandi* sensu Poulton по диаметру умбилика вполне сопоставим с *A. ishmae* печорских разрезов.

Все это показывает, что канадские арктикоцерасы статистически действительно отклоняются от нормы раннебатских арктикоцерасов, т. е. имеют, как минимум, провинциальные отличия.

С другой стороны, *Arcticoceras* из слоя 53 разреза Salmon Cache Canyon статистически отличаются от арктикоцерасов слоев 55-60. Разница проявляется только в диаметре умбилика - он существенно больше у базальных арктикоцерасов (12-18,6%, в среднем 14,12%), чем у более молодых форм (6,2-11%, в среднем 8,36%). Последние также характеризуются большим наклоном ребер (26-29°), как у нормы печорских *A. ishmae*. У *A. harlandi* sensu Poulton это значение находится в интервале значений 7-21°. Все это позволяет рассматривать эти формы как реально отличающиеся разновидности, на основе которых могут быть выделены самостоятельные таксоны подвидового ранга.

В целом, юконские популяции имеют некоторые статистические отличия по ряду признаков как от типовых *A. harlandi* (выборка слоя 53), так и от нормы *A. ishmae* (выборка слоев 55-60). Эти отличия весьма отчетливы, хотя и выявлены на небольшом материале - экземплярах, изображенных Пултоном (Poulton, 1987, pl. 19-23). Несомненно, в более солидной выборке показатели изменчивости будут другими, что несколько снизит наблюдающиеся различия. Но, скорее всего, общая их особенность сохранится.

Вероятно, эти различия отражают не только провинциальные различия, но и стратиграфические. В слое 53, помимо *A. harlandi* sensu Poulton, отмечаются последние *Arctoccephalites* (ibid., p. 12), что указывает на относительную древность комплекса арктикоцерасов этого слоя. Вероятно, они относятся к базальной последовательности этого рода. Арктикоцерасы из вышерасположенных слоев того же разреза составляют не менее специфический комплекс, вероятно, более древний, чем слои с *A. ishmae* типовой местности. Вероятно, он более древний. Соответственно, последовательность *Arcticoceras* разреза Salmon Cache Canyon стратиграфически предшествует арктикоцерасовой последовательности в зоне *Ishmae* бассейна р. Печоры, а также Шпицбергена (островов Короля Карла). Им могут быть более или менее эквивалентны нижние биогоризонты в гренландской шкале.

Таким образом, раннебатские арктикоцерасы образуют последовательность, как минимум, из трех хроновариаций *A. ishmae*, которые, согласно стратиграфическому принципу выделения таксономических единиц С.Н. Никитина (1878), следует рассматривать как самостоятельные таксоны. Исходя из границ изменчивости этих вариаций, их лучше относить к различным подвидам *A. ishmae*. Последовательность таких



подвидов создает основу для инфразонального деления зоны *Ishmae* для всей Бореальной надобласти. Недостаток данных об изменчивости и географическом распространении не позволяет в полной мере очертить их границы, поэтому в настоящий момент данная последовательность может быть намечена только проспективно. Она имеет следующий вид:

***Arcticoceras ishmae* (Keys.) subsp. A** - самый ранний хроноподвид, соответствующий арктикоцерасам из слоя 53 разреза Salmon Cache Canyon Юкона. К нему могут относиться формы из базальной части зоны *Ishmae* Восточной Гренландии (фауна 14), обозначенные Дж. Калломоном как *A. harlandi*. Однако, отсутствие их изображений и описаний в литературе оставляет это тождество под вопросом. Присутствие этого подвида в остальных регионах Бореальной надобласти весьма вероятно, но пока окончательно не доказано. К нему могут быть отнесены некоторые арктикоцерасы из окрестностей Саратова, изображенные в работах В.В. Митта и описанные под названием *A. harlandi* (Митта, Сельцер, 2002; табл. 1, фиг. 1; Митта и др., 2011; табл. 1, фиг. 5; Mitta et al., 2014, fig. 6[1]). Морфотип саратовских арктикоцерасов, представленных в выборке только экземплярами со взрослыми оборотами, имеет ряд противоречивых свойств, по которым их можно рассматривать в равной степени как морфы изменчивости более молодого подвида *A. ishmae ishmae*. Поэтому их принадлежность к тому или иному подвиду пока остается под вопросом.

***Arcticoceras ishmae* (Keys.) subsp. B**. Соответствует арктикоцерасам из слоев 55-60 разреза Salmon Cache Canyon Юкона. По положению в восточно-гренландской стратиграфической шкале, ему отвечает форма *A. ishmae*  $\alpha$ , которая, согласно указанию Калломона (Callomon, 1993, tab. 1) соответствует части экземпляров выборки *Arcticoceras kochi*, изображенных Спэтом (Spath, 1932, pl. 12, fig. 1; pl. 13, fig. 3; pl. 14, fig. 1,3). Согласно краткой характеристике этой вариации, данной Калломоном, она характеризуется большими размерами терминальной раковины и поздним сглаживанием ребер на КЖК. Но в первую очередь, она отличается экстремальной инволютностью и минимальной плотностью скульптуры на средних и поздних оборотах, по сравнению с другими арктикоцерасами. В остальных регионах Арктики такие формы, у которых вышеописанный набор признаков проявлялся бы со статистической устойчивостью, не установлены. Предположительно, этот подвид может быть найден в основании арктикоцерасовых слоев в бассейне р. Печоры и Северной Сибири, где редкорребристые арктикоцерасы встречаются весьма часто.

***Arcticoceras ishmae ishmae* (Keys.)**. Номинальный подвид, характеризующийся наиболее полной выборкой и качественным описанием изменчивости. Последняя

выражается выделением морф, которые подробно рассмотрены выше (*A. ishmae* morpha *ishmae*, *A. ishmae* morpha *stepankovi* и *A. ishmae* morpha *pseudishmae*).

К этому 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. Соответственно, стратиграфическое положение известных арктикоцерасовых слоев на Шпицбергене эквивалентно слоям с *A. ishmae ishmae*, а не базальным горизонтам зоны *Ishmae*. В Северной и Восточной Сибири к номинальному подвиду относятся большинство, если не все арктикоцерасы, описанные под разными пригодными названиями – *A. excentricum* Voronetz и *A. stepankovi* Tuchkov.

Данному подвиду соответствует разновидность *A. ishmae* β, которая рассматривается как индекс одноименного фаунистического горизонта восточно-гренландской шкалы.

Вероятно, юконский подвид древнее, чем *A. ishmae ishmae*, поэтому последний следует рассматривать как филогенетический преемственный. Его происхождение обусловлено брадигенезом по коэффициенту ветвления, широта которого составляет 0,8 оборота. Поскольку при этом не происходит выпадение терминальной стадии морфогенеза (гладкой раковины), то такую гетерохронию следует относить к частичной ретардации или брадигении.

Не исключено, что на больших выборках из разных регионов могут быть получены средние величины с устойчивыми статистическими отличиями, но на сегодняшний момент для получения таких данных материала явно недостаточно.

#### **1.5.4. Род *Greencephalites* и происхождение кадоцератин**

В род *Greencephalites* Repin, 2007 (типовой вид *Cadoceras freboldi* Spath, 1932) его автор поместил несколько видов поздних арктоцефалитин из пограничных слоев бореального верхнего байоса и нижнего бата, характеризующихся, в основном, кадиконическим типом раковины на всех стадиях морфогенеза. Позднее, В.В. Митта включил в этот род несколько форм из разрезов нижнего бата Европейской России (см. выше). Основной признак данного рода, отличающий его от изохронных ему *Arctocephalites* и *Arcticoceras*, характеризующихся более высоким поперечным сечением – пропорции раковины или относительная высота оборота. Все остальные признаки в той или иной степени присутствуют у других подродов. При таком подходе основным принципом родовой систематики поздних арктоцефалитин следует считать, по сути, их разделение на таксоны, отличающиеся широкими раковинами и таксоны с высокими раковинами. При этом роды с более высокими раковинами (*Arctocephalites* и *Arcticoceras*)

диахронны, поскольку сменяют друг друга в нескольких зонах верхнего байоса-нижнего бата, а род с широкими раковинами (*Greencephalites*) имеет совместное распространение с вышеперечисленными родами. Таким образом, относительная высота оборота в данном случае рассматривается как важнейший родоспецифический признак.

В общих чертах этот подход к систематике лег в основу новой версии происхождения кадоцератин, предложенной В.В. Митта (2016). Согласно этой гипотезе, подсемейство *Cadoceratinae* Nyatt, представители которого характеризуются кадиконическим морфотипом, происходит от рода *Greencephalites*, а род *Paracadoceras* Crickmay, ранее многими исследователями относившийся к кадоцератинам, происходит от рода *Arcticoceras*. При этом *Greencephalites* и *Arcticoceras* ведут свое начало от разных родов - *Cranocephalites* (первый род) и *Arctocephalites* (второй род).

Изучение variability относительной высоты оборота у арктикоцерасов (см. выше) показало, что кадиконические экземпляры в имеющейся выборке представляет весьма редкую морфу изменчивости, а не самостоятельный вид и, тем более, род. Поэтому, как минимум, всех кадиконических арктоцефалитин из зоны *Ishmae* следует относить к роду *Arcticoceras*. Такого же подхода придерживался Дж. Калломон (Callomon, 1993). Кадиконических арктоцефалитин зоны *Greenlandicus*, таких как *Arctocephalites crassum* (Madsen), *A. sphaericus* Spath, *A. freboldi* (Spath) и *A. belli* Poulton, вероятно, также следует рассматривать в составе рода *Arctocephalites*. Таким образом, для расщепления основного ствола арктоцефалитин на две ветви, от которых происходят разные таксоны, не существует достаточных оснований. Наиболее вероятно происхождение кадоцератин вести от единственного рода *Arcticoceras*, как это неоднократно постулировалось в различных работах (Callomon, 1985; Callomon, Wright, 1989; Меледина, 1994).

## 1.6. Филогения и систематика Cadoceratinae и Quenstedtoceratinae

### 1.6.1. Филогенетические взаимоотношения базальных кадоцератин

Среди базальных Cadoceratinae особое место занимает группа видов, относящихся к *Cadoceras* (*Paracadoceras*) Crickmay, 1930, emend. Imlay, 1953, рассматриваемых в качестве подрода *Cadoceras* Fischer, 1882 (Imlay, 1953; Callomon, 1985; 1993; Меледина, 1977; 1994; Гуляев, 2001; Киселев, 2001а,в; 2005; Киселев, Рогов, 2007а,б и др.) или самостоятельного рода (Mitta, 2005; Гуляев, 2005; 2007). Эта группа имеет большое значение для стратиграфии пограничных отложений в районе бат-келловейской границы и базального нижнего келловея в Европейской России и Арктическом бассейне. На протяжении последних десяти лет группа *C.(Paracadoceras)* находится под особенно пристальным вниманием отечественных специалистов (Митта, 2000; Гуляев, 2001; 2007; Киселев, Рогов, 2007а,б; Князев и др., 2007 и др.), что связано с детальным изучением пограничных отложений бата и келловея и разработкой инфразональной шкалы. Новый виток в изучении бат-келловейского стратиграфического интервала позволил получить много новых данных о видовом разнообразии *C.(Paracadoceras)*, временной последовательности их распространения в разных регионах и создать новые филогенетические построения. Новые знания породили и новые вопросы, касающиеся всех аспектов систематики таксона. В первую очередь к ним относятся проблема диагностики *C.(Paracadoceras)* как единого таксона и составляющих его видов. Последнее связано не только с номенклатурными проблемами, неоднократно обсуждавшимися в литературе, но и с наличием параллелизмов в развитии отдельных филолиний этого подрода. Отсутствие единого взгляда на решение этих вопросов напрямую отражается в стратиграфических построениях. В первую очередь это затрагивает надежность корреляции биостратиграфических шкал верхнего бата-нижнего келловея Европейской России и различных регионов Арктики, построенных на основе распространения *C.(Paracadoceras)*.

Идея независимого, параллельного развития (ПР) «паракадоцерасового» морфотипа от единого предка в Арктическом бассейне и Европейской России (по Киселев, Рогов, 2007а; Киселев, 2009а,в; 2011) редко обсуждалась в литературе, и в неявном виде просматривалась в ряде работ, посвященных стратиграфической последовательности видов и систематике *C.(Paracadoceras)* (Callomon, 1985; Меледина, 1994; Митта, 2000; Гуляев, 2001). Неоднократно разными авторами предполагалось обратное: в раннем

келловее территория Европейской России (Среднерусское море) и ряд регионов Арктического бассейна (в первую очередь Северная Сибирь) были единой областью видообразования *C. (Paracadoceras)*, в которой распространен общий набор видов. Следовательно, арктические и среднерусские виды *C. (Paracadoceras)* характеризуются совместным, непараллельным развитием (НР). Это просматривается в названиях и индексации базальной келловейской зоны в северосибирских шкалах, где в качестве вида-индекса долгое время использовался среднерусский вид *Cadoceras elatmae* (Сакс и др., 1963; Меледина, 1977 и др.). Лишь впоследствии С.В. Меледина (1994) отказалась от данной индексации в пользу *C. anabarense*, показав, что зона *Anabarense* отличается от среднерусской зоны *Elatmae* различным набором кадоцератин.

Позднее, Д.Б. Гуляев (2005) предположил, что *C. anabarense* является одним из подвидов *C. elatmae*. Это указывает на то, что автор придерживался НР-версии. Впоследствии данная версия была им отвергнута, и название «*anabarense*» уже не используется в новой статье (Гуляев, 2007). Через некоторое время Гуляев разрабатывает ПР-концепцию, в которой арктические и среднерусские виды *C. (Paracadoceras)* получают собственные подродовые названия – *Paracadoceras s. str.* и *P. (Rossicadoceras)* (Гуляев, 2012; 2014). Особняком к арктической паракадоцерасовой филолинии относится новый подрод *P. (Opisthocadoceras)*.

В нескольких статьях сибирских авторов, посвященных стратиграфии пограничных горизонтов бата и келловее (Князев и др., 2007; 2009; 2010; 2017) вновь просматривается поддержка НР-версии. В предлагаемой зональной шкале верхнего бата и нижнего келловее Северной Сибири первоначально выделяется зона *C. elatmae–C. emelianzevi*, в которой упоминается комплекс среднерусских видов, в частности *C. elatmae* (Nik.), *C. frearsi* (Orb.), *C. ex gr. stupachenkoi* Mitta. Позднее эта зона разделяется на зоны и подзоны *C. elatmae*, *C. frearsi* и *C. tschernyschewi*. В статьях не обсуждаются причины появления в Северо-Сибирской провинции в келловее среднерусских видов (она может быть и иммиграционной), но, вероятно, авторы, развивающие НР-концепцию не исключают возможность развития среднерусских и сибирских популяций раннекелловейских кадоцератин как единой группы.

Существование различных точек зрения на систематику позднебатских и раннекелловейских кадоцератин и отсутствие общепринятой модели филогенеза можно объяснить отсутствием в литературе специального сравнительного исследования морфологии видов *C. (Paracadoceras)* по ведущим морфологическим признакам основного звена. Вариант решения этой проблемы на основе ПР-концепции был предложен автором

данной работы в нескольких статьях (Киселев, Рогов, 2007а,б; Киселев, 2009а,в; 2011). Ниже дается дополненная картина полученных ранее результатов.

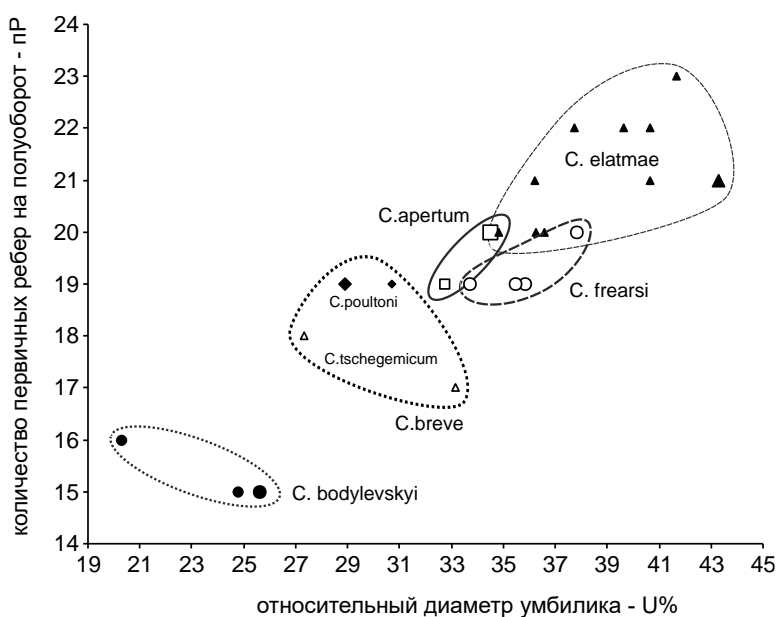
Уточнение систематики кадоцератин в данной работе основано на изучении *морфофилетических трендов* - корреляций таксономически значимых признаков, сочетающихся с временной и филетической последовательностью. Выявление таких корреляций служит доказательством того, что синдром таксономически значимых признаков,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

Изучение морфофилетических трендов проводилось на основе базы данных измерений ФЗП на конечном обороте всех экземпляров большинства валидных видов *C.(Paracadoceras)*, изображенных в литературе, а также экземпляров, представленных в коллекциях. Непременным условием является измерение всех возможных номенклатурных типов и топотипов. Составленная база данных включает измерения для 9 видов *C.(Paracadoceras)*, из которых 7 видов представлены номенклатурными типами (голотип/неотип и паратипы), топотипами и экземплярами не из типовой местности, а остальные (*C.(P.) frearsi* и *C.(P.) anabarense*) – только топотипами. Наибольшее число измерений (34) приведено для *C.(P.) elatmae* (Киселев, 2009а, таб. 1).

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

1. Существует четкий морфологический тренд в изменении ширины умбилика и плотности ребер на КЖК у *Cadoceras* на границе бата и келловей. Оба признака хорошо скоррелированы и изменяются взаимозависимо ( $R^2 = 0,78$ ). Это означает, что указанные признаки обладают высокой диагностичностью. На этом основании можно проверить самостоятельность разных видов, выделенных в литературе. Так, хорошо видно (**рис. 1.6.1**), что типовые образцы *C. poultoni* (Gulyaev, 2005) морфологически совпадают с таковыми *C. tschegemicum* Lominadze, 1975. Соответственно, первый вид можно рассматривать как младший синоним *C. tschegemicum*. Точно также доказывается отличие

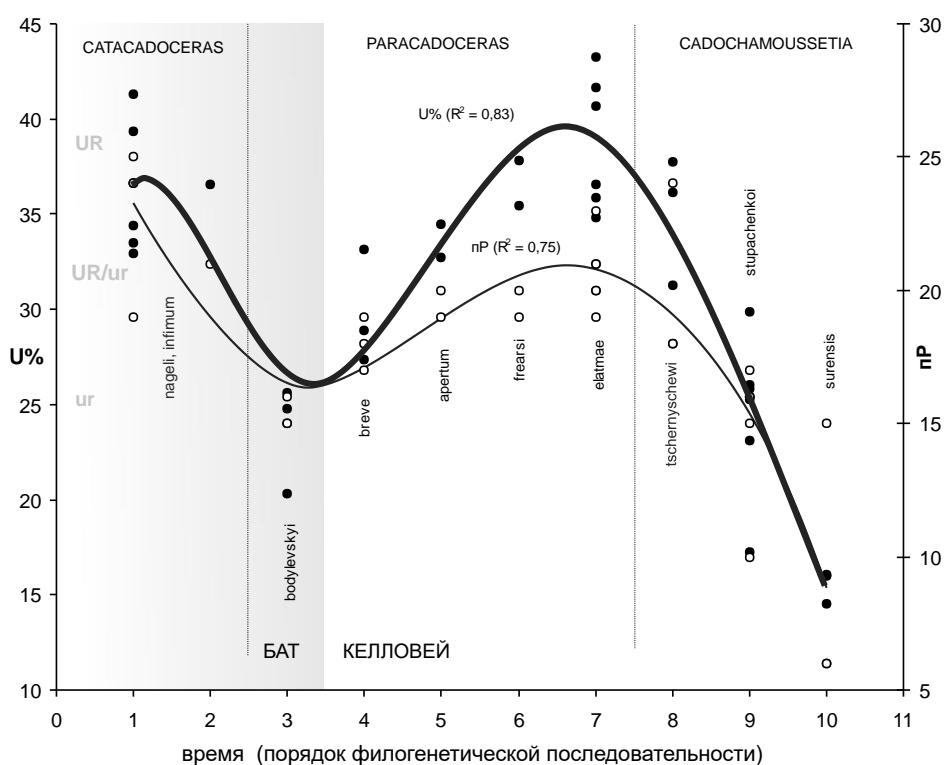
*C. bodylevskyi* Frebold 1964 от *C. tschegemicum* и *C. poultoni* (= *C. bodylevskyi* sensu Poulton, 1987; Mitta, 2000).



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

2. Наблюдаемый морфологический тренд одновременно является филогенетическим: согласованное изменение формы и скульптуры на границе бата-келловейя совпадает с изменением геологического возраста видов. Развитие морфотипа у *Cadoceras* происходит от инволютных форм (фаза *bodylevskyi*) до умеренно эволютных (фаза *elatmae*). Ранние келловейские виды *C. apertum* и *C. frearsi* характеризуются близким морфотипом. Возможно, они являются географическими викариатами в Арктическом бассейне и Среднерусском море.

3. На протяжении позднего бата и раннего келловейя эволюция *Cadoceras* имела повторяющийся характер. Повторное развитие полуэволютного морфотипа с плотной ребристостью (UR) и инволютного морфотипа с редкими ребрами (ur) происходило неоднократно (рис. 1.6.2). UR-морфотип характеризует ранние позднебатовские виды *C. barnstoni*, *C. nageli*, *C. infimum*, который на границе бата и келловейя сменяется видами с уг-морфотипом - *C. bodylevskyi*, *C. breve*. Промежуточным ur/UR -морфотипом характеризуются *C. apertum* и *C. frearsi*. Далее, в фазе *elatmae*, повторно появляется UR-морфотип, у видов *C. falsum* и *C. elatmae*. В фазе *subpatruus* возобновляется ur-морфотип – виды *Cadochamoussetia tschernyschewi*, *Cadch. surensis* и другие виды, что приводит к появлению *Chamoussetia*. В конце раннего келловейя (фаза Кoenigi) и на протяжении среднего филогенетические преобразования в под семействе происходят уже по другим признакам.



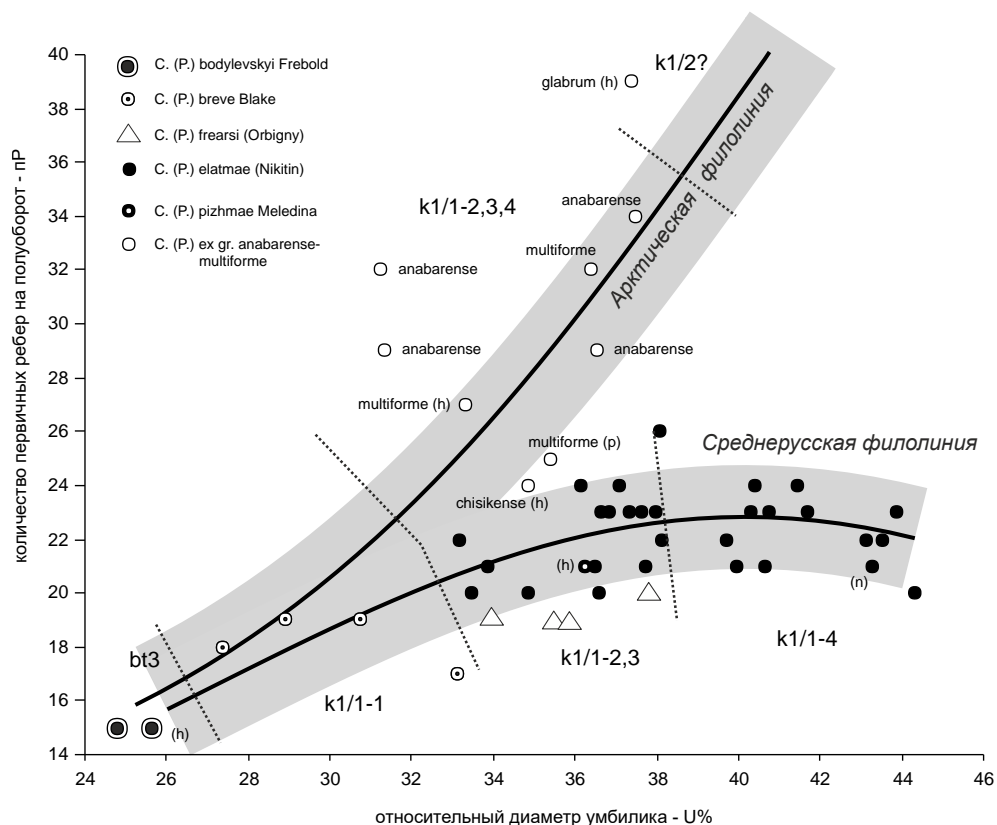
**Рис. 1.6.2.** Развитие признаков КЖК у макроконховых кадоцератин на протяжении позднего бата-раннего келловея. Жирной линией показан тренд развития ширины умбилика (U%), тонкой линией - плотности скульптуры (пР) (из [Киселев, Рогов, 2007а]).

4. Диагноз подродов *Cadoceras* логично рассматривать в рамках филогенетической тенденции: границами подродов служит момент изменения тренда на противоположный (рис. 1.6.2). По такому принципу фактически проведено выделение рода *Cadochamoussetia* Mittermeier 1996 (Mittermeier, 1999) – по началу развития ur-морфотипа в фазе Subpatruus. Между тем, два предыдущих этапа не получили выраженного таксономического оформления в литературе. Позднебатские виды с UR-морфотипом и ребрами, покрывающими КЖК, относятся к роду (подроду) *Catacadoceras* Bodylevsky 1960 (Меледина, 1977, 1994; Ломинадзе, 1982; Гуляев, Киселев, 1999а,б; Киселев, Рогов, 2007а,б) или *Paracadoceras* Crickmay 1930 emend Imlay 1953 (Гуляев, 2005, 2012, 2014; Mittermeier, 2005). В настоящей работе к *C. (Paracadoceras)* относятся более поздние виды, развитие которых начинается с ur-морфотипа - *C. bodylevskyi* и заканчивается морфотипом (UR) - *C. elatmae*.

5. Арктические и среднерусские поздние *C. (Paracadoceras)* независимо формируют “паракадоцерасовый” морфотип (КЖК типа UR с гладкой вентральной и боковыми сторонами). Северо-Сибирские и Южно-Аляскинские виды *C. anabarensis* Bodylevsky 1960, *C. glabrum* Imlay 1953 и *C. multiforme* Imlay 1953 развиваются по филогенетическому тренду той же направленности, что и среднерусские – от ur-морфотипа к UR-морфотипу, но, по сравнению с группой *C. elatmae*, отклоняются вблизи



поля *C. apertum* в сторону более инволютного морфотипа с большим числом булл на КЖК. Это отклонение во времени, вероятно, произошло после фазы *apertum* (рис. 1.6.3).



**Рис. 1.6.3.** 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 келловя. Сокращения: (h) - голотип, (n) неотип, (p) - паратип (из [Киселев, Рогов, 2009a])

Таким образом, среднерусские *C. (Paracadoceras)*, начиная с *C. frearsi*, являются, преимущественно, самостоятельной, суббореальной группой кадоцератин, распространенной до Западной Европы (Германия) и Северного Кавказа. С появлением нового центра видообразования кадоцератин в Среднерусском море в момент пика раннекелловейской трансгрессии развитие арктических и среднерусских линий *C. (Paracadoceras)* происходило параллельно и независимо. Способ филогенетических преобразований КЖК у них был различным: среднерусская филогения эволюционировала в начале раннего келловя по пути ускорения развития или тахигенеза (Hyatt, 1897 emend. Smith, 1914) - разновидности геронтоморфоза (de Beer, 1930), а арктическая линия наоборот, путем брадигенеза (разновидности педоморфоза, по Garstang, 1922). У арктических таксонов по пути брадигенеза изменялись не все признаки раковины, а некоторые (в основном, скульптуры), что соответствует разновидности брадигенеза -

частичной ретардации (George, 1933; Иванов, 1969). В результате образовался морфотип, характеризующийся сочетанием плезиоморфных признаков с апоморфными. Последнее свойственно арктическим видам кадоцератин вплоть до среднего келловея.

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

Развитие морфотипа конечного оборота *C. (Paracadoceras)* в фазе Elatmae раннего келловея начинается с крайне инволютной раковины с минимальным числом первичных ребер или булл (ur-морфотип). Эта стадия начинается еще в конце позднего бата (гемера '*bodylevskyi*'). На протяжении фазы Elatmae происходит постепенное разворачивание спирали, что приводит к расширению умбилика и увеличению числа первичных ребер. Завершение этой морфофилетической тенденции происходит в гемере *elatmae* с появлением UR-морфотипа (эволютные обороты с густой скульптурой). Это проявляется в характерном сочетании временной последовательности видов и скоррелированных преобразований признаков КО (коэффициент корреляции между U% и пР составляет 0,68), которые можно считать филогенетически значимыми. Соответственно, UR-морфотип можно считать филогенетически более «продвинутым» по сравнению с ur-морфотипом.

Вышерассмотренные морфологические преобразования у *C. (Paracadoceras)* сопровождалось сокращением размеров ареалов сменяющих друг друга видов. У ранних видов ареал охватывает значительную территорию, включающую отдельные регионы Арктики и Суббореальной провинции: *C. (P.)* ex gr. *bodylevskyi* - Арктическая Канада, Европейская Россия; *C. (P.) breve* - Арктическая Канада (Юкон), В. Гренландия, Англия, Европейская Россия, С. Кавказ. Начиная с гемеры *fearsi* ареалы последующих видов расположены лишь в пределах Бореально-Атлантической области, в основном в Восточно-Европейской провинции. Не исключено, что *C. (P.) fearsi* еще присутствует в

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

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

**Арктическая филолиния.** В Арктическом бассейне в фазу *Elatmae* происходит развитие самостоятельной группы *C. (Paracadoceras)*, включающую *C. (P.) harveyi*, *C. (P.) anabarensis*, *C. (P.) multiforme*, *C. (P.) chisikense*, *C. (P.) glabrum* распространенных, в основном, на территории С. Сибири и Ю. Аляски. Точная хронологическая последовательность этих видов до сих пор не выяснена, поэтому в данной работе они рассматриваются как единая группа. Также не выявлено в арктических разрезах стратиграфическое положение этих видов относительно *C. (P.) bodylevskyi* и *C. (P.) breve*.

Поведение признаков КО у данной группы образует выраженный морфологический тренд, аналогичный таковому в среднерусской филолинии: развитие начинается с уг-морфотипа *C. (P.) bodylevskyi*, а заканчивается UR-морфотипом *C. (P.) glabrum*. Корреляция между признаками высока ( $r=0,81$ ), и имеет тот же характер зависимости, что и у среднерусской линии (рис. 1.6.3). Но в отличие от последней, у арктической группы линия морфологического тренда занимает самостоятельное поле в морфологическом пространстве *C. (Paracadoceras)*, что связано с большей плотностью скульптуры на КО, по сравнению со среднерусской линией.

Рассмотренная картина позволяет сделать следующие выводы:

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

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

3. Виды *C. (P.) anabarensis*, *C. (P.) multiforme*, *C. (P.) chisikense* следует рассматривать как арктические близкородственные викариаты среднерусских *C.(P.) frearsi* и *C. (P.) elatmae*.

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

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

В настоящее время возможность прямой корреляции нижнего келловя Северной Сибири и Европейской России является предметом оживленных дискуссий. Существует две альтернативные точки зрения на эту проблему. Согласно одной из них прямая корреляция базального нижнего келловя Северной Сибири и Европейской России вполне осуществима (Сакс и др., 1963; Меледина, 1977; Князев и др., 2007; 2009; 2010; 2017). Этот вывод основан на том, что нижнекелловейские аммонитовые комплексы обоих регионов содержат общие виды подсемейства *Cadoceratinae*, к которым относятся виды *Cadoceras (Paracadoceras)* и *Cadochamousssetia*, найденные и выделенные первоначально в Европейской России: *C. elatmae* (Nik.) (Воронец, 1962, Меледина, 1977; Князев и др., 2006 и др.), *C. frearsi* (Orb.), *Cadochamousssetia tschernyschewi* Sok., *Cad. ex gr. stupachenkoi* Mitter (Князев и др., 2007; 2017). Указанные виды являются индексами биостратиграфических подразделений (зон, подзон и биогоризонтов) в Европейской России. Их нахождение в разрезах Анабарской губы позволило повторно установить в низах келловя Северной Сибири зону *Elatmae*, выделить в ней подзоны *Elatmae* и *Frearsi*, и, над ними, выделить зону *Tschernyschewi* (Князев и др., 2009а,в; 2010; 2017).

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

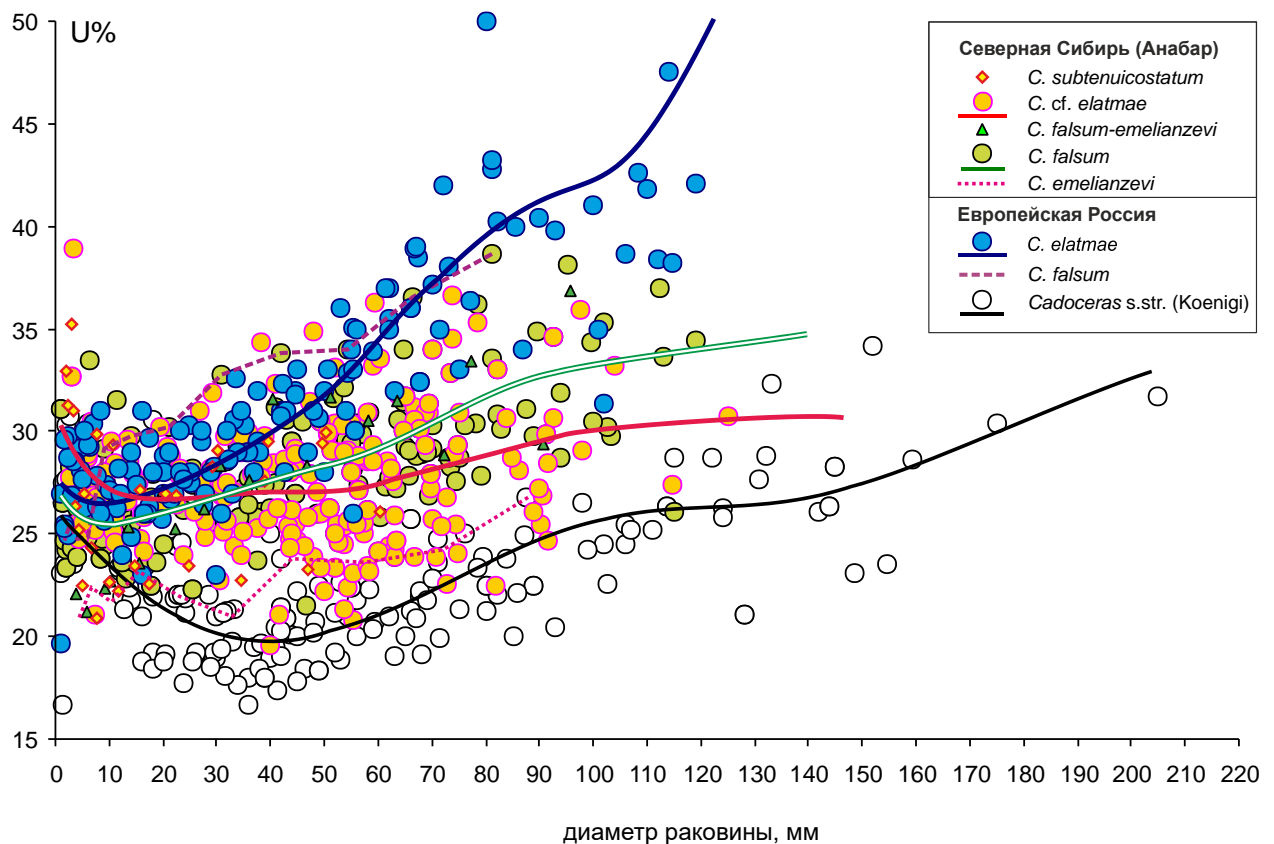
Существующие разногласия связаны с неодинаковым пониманием диагностики и систематики раннекелловейских кадоцератин, а также диапазона изменчивости ключевых видов *Cadoceras (Paracadoceras)*. В частности, сибирские авторы рассматривают вид *C. elatmae* весьма широко, и включают формы из Анабарских разрезов,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

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

Сравнение среднерусской и сибирской популяций *C. (Paracadoceras)* по ведущим признакам (относительный диаметр умбилика, относительная высота оборота и плотность скульптуры) показывает их кардинальные, проявляющиеся статистически, отличия на средней и поздней стадиях морфогенеза (рис. 1.6.4 - 1.6.7).

Морфогенез по диаметру умбилика (U%). Его изучение показало, что среднерусская выборка (настоящие *C. elatmae*) в целом характеризуется более

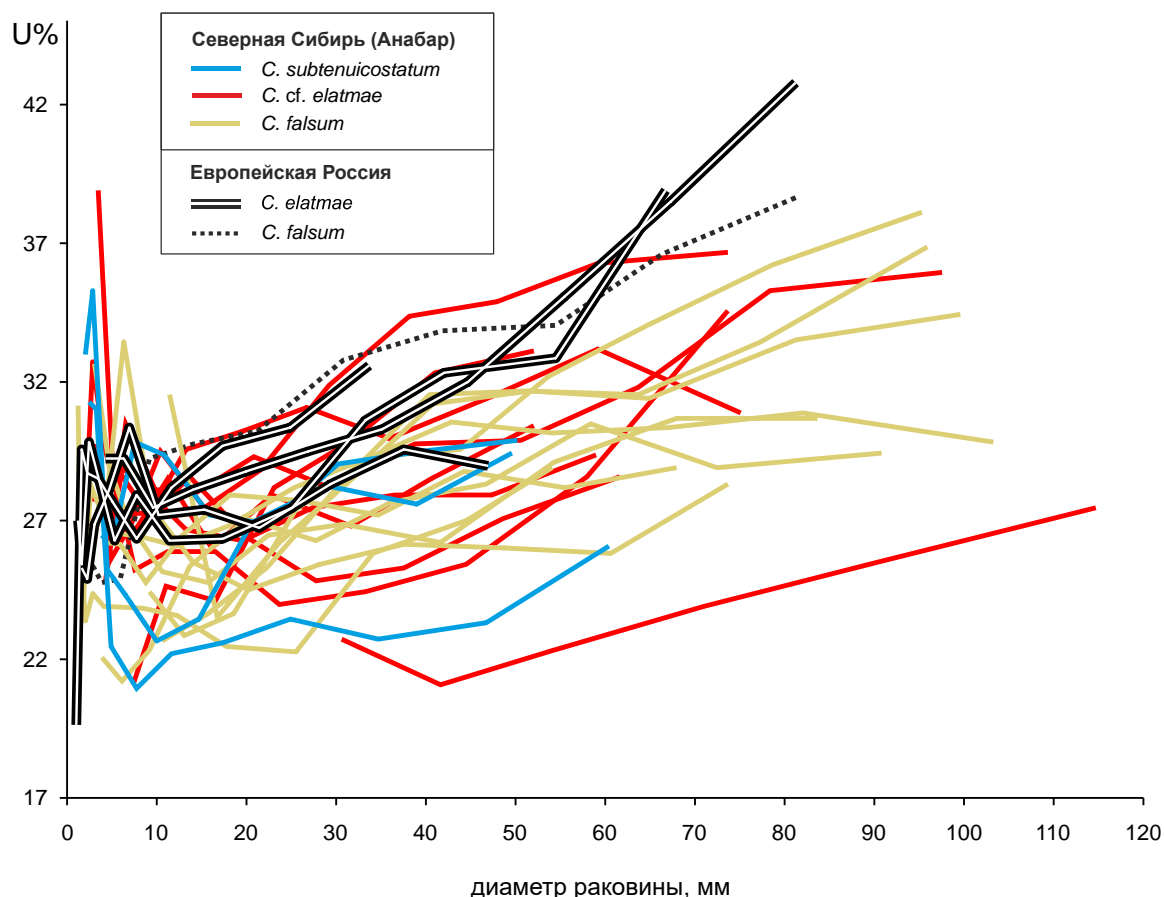
эволютными оборотами с момента перехода во взрослую (кадиконическую) стадию ( $D = 40-45$  мм) по сравнению с арктической выборкой (рис. 1.6.4). Наибольшее сходство наблюдается при  $D < 40$  мм, при котором происходит совпадение морфоареалов и средних значений обоих видов по указанным признакам. Все базальные келловейские кадоцератины анабарской выборки (*C. anabarense* (= *C. cf. elatmae*), *C. subtenuicostatum*, *C. falsum*), имеют серьезные статистические отличия от среднерусских *C. elatmae*, и в то же время, более заметное сходство между собой – их морфологические ареалы и линии тренда почти совпадают. Более того, по морфогенезу умбилика анабарские формы занимают промежуточное положение между *C. elatmae* и *Cadoceras* s.str. Это означает, что наблюдающиеся отличия являются межвидовыми, а не внутривидовыми.



**Рис. 1.6.4.** Сравнительный морфогенез ранкелловейских (хроны *Elatmae* и *Koenigi*) кадоцератин Европейской России и Северной Сибири по относительному диаметру умбилика (U%). В качестве морфогенетического хронометра использован диаметр раковины.

Общая особенность, объединяющая сравниваемые группы кадоцератин – единый тип морфогенеза умбилика и U%-тренда: градуальный восходящий. Среди выборки анабарской коллекции встречаются экземпляры с признаками скачкообразного морфогенеза (рис. 1.6.5), но их доля не превышает 50%. Это сходство можно рассматривать как проявления параллелизма.

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

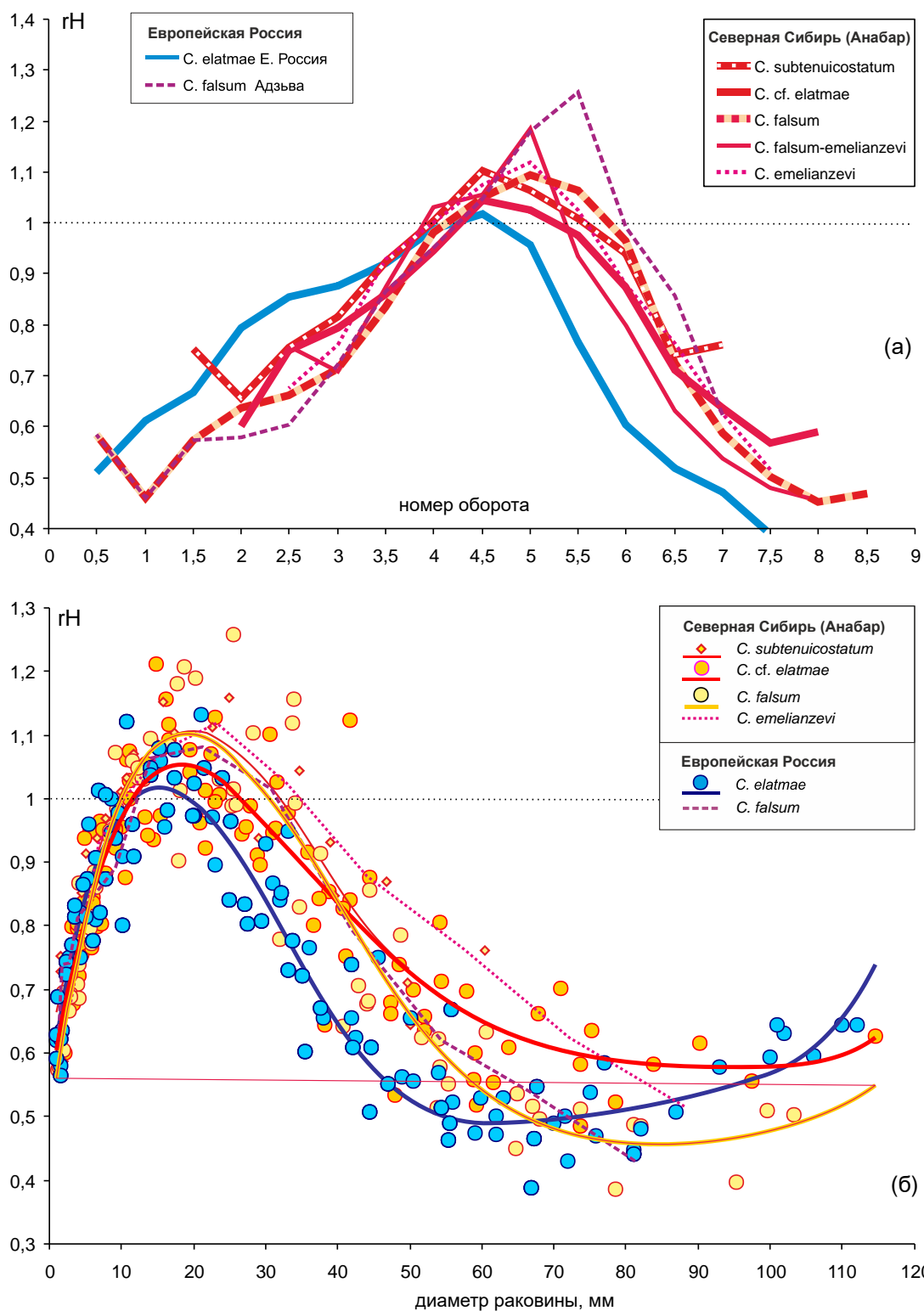


**Рис. 1.6.5.** Сравнительный морфогенез базальных раннеелатмаевских (хрон Elatmae) кадоцератин Европейской России и Северной Сибири по относительному диаметру умбилика (U%). Каждый экземпляр выборки представлен морфогенетической кривой. В качестве морфогенетического хронометра использован диаметр раковины.

Средняя длина СВО у анабарских видов больше, чем у *C. (P.) elatmae* в несколько раз (**рис. 1.6.6**). Разница в длине отличается, если продолжительность СВО измерять в мм или оборотах. В первом случае она отличается в 2-2,5 раза, во втором – в 3,5-5 раз (**табл. 1.6.1**).

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

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



**Рис. 1.6.6.** Сравнительный морфогенез раннелатмаевых (хрон Elatmae) кадоцератин Европейской России и Северной Сибири по относительной высоте оборота (rH). В качестве морфогенетического хронометра использован номер оборота (а) и диаметр раковины (б). Морфогенетическая кривая каждого вида построена по среднестатистическим значениям.

Различие между анабарскими видами по длине СВО существенно меньше: у *C. (P.) anabarensis* 1,1-1,4 раз (для длины СВО в мм) и 1,3-1,5 (раз для длины СВО в оборотах); у

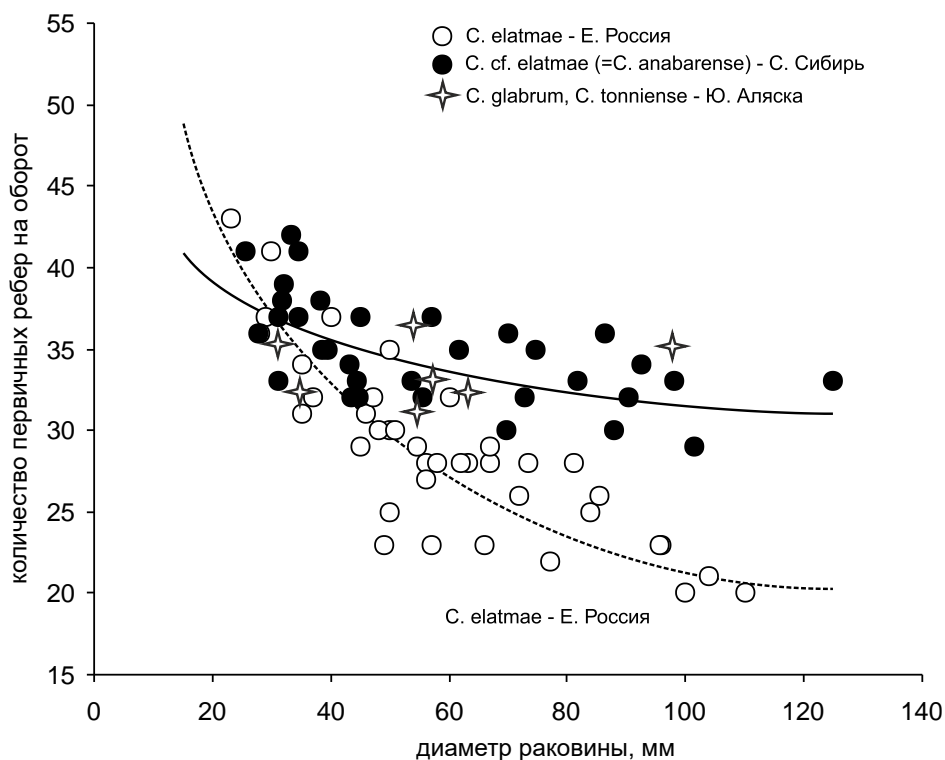


*C. subtenuicostatum* и *C. falsum* между собой примерно 1,2 раза в обоих случаях. Т.е. отличия анабарских видов от среднерусских больше, чем между собой в 2-4 раза.

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

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

Морфогенез скульптуры. Выше было показано, что на КЖК плотность скульптуры у *C. elatmae* отличается в целом от всех высокобореальных *C. (Paracadoceras)* меньшим числом булл. На более ранних оборотах, предшествующих КЖК среднерусская выборка (настоящие *C. (P.) elatmae*) в целом также характеризуется менее плотной ребристостью с момента перехода во взрослую (кадиконическую) стадию (Д = 40-45 мм) по сравнению с арктической выборкой (рис. 1.6.7).



**Рис. 1.6.7.** Изменение плотности скульптуры (число первичных ребер на оборот) в морфогенезе базальных раннекелловейских *Cadoceras* (*Paracadoceras*) Европейской России, Северной Сибири (Анабарской губы) и Южной Аляски (из [Киселев, 2011]).

Столь явные отличия обеих популяций не позволяет рассматривать арктические виды *C. (Paracadoceras)* как внутривидовые разновидности *C. (P.) elatmae*. Их следует рассматривать как гомеоморфно близкие, викарирующие аналоги среднерусских видов.

Их различия по целому комплексу признаков, в том числе и относящимся к признакам основного звена, следует трактовать как неслучайные межвидовые различия.

Исходя из этого, в стратиграфической практике предпочтительнее не использовать в зональных шкалах арктических регионов названия среднерусских видов для индексации раннекелловейских зон и сохранить традиционное зональное деление по местным массовым видам кадоцератин. В частности, для базального нижнего келловей Северной Сибири удобнее оставить зону *Cadoceras anabarensis*, выделенную ранее С.В. Мелединой (1994). Ее эквивалентность зоне *Cadoceras elatmae* Европейской России можно считать доказанной.

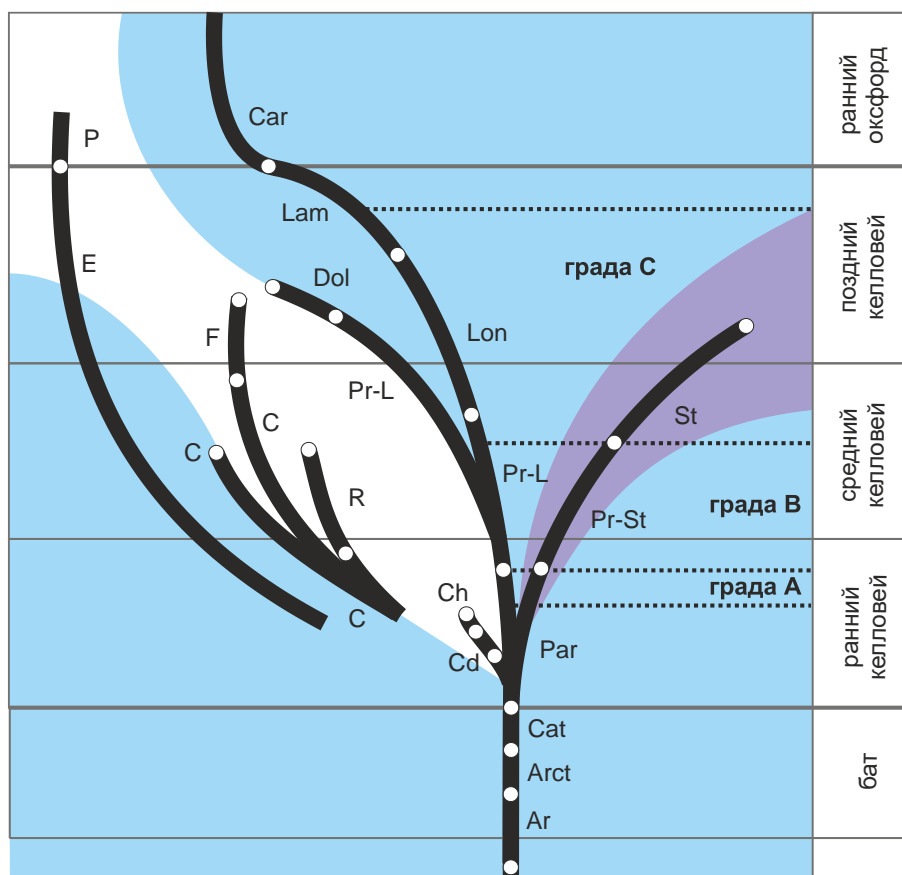
Параллелизм в развитии кадоцератин Бореально-Атлантической области и высокобореальных районов Арктики широко развит и среди более молодых келловейских таксонов (из среднего и позднего келловей). Наиболее ярко он проявился в двух филолиниях, происходящих от разных видов *C.* (*Paracadoceras*). Первая 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*. Их развитие будет разобрано ниже, здесь же отметим, что обе группы сформировали очень близкие морфотипы с почти одинаковым уровнем апоморфности почти синхронно. Это позволяет выделить три грады, каждая из которых объединяет гомеоморфные таксоны-викариаты (рис. 1.6.8).

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

Вторая града (В) включает два подрода *C.* (*Protolongaeviceras*) (бореальная группа) и *C.* (*Protostenocadoceras*) (высокобореальная группа). В соответствии с подходом сибирских специалистов (Князев и др, 2018; 2019) их следует рассматривать как самостоятельные роды. Стратиграфически она приурочена к верхам нижнего келловей (зона *Calloviense* Европы и Е. России) и нижнюю часть среднего келловей (зона *Jason* и ее аналоги).

Третья града (С) образована двумя бореально-атлантическими родами *Longaeviceras* и *Lamberticeras* и высокобореальным родом *Stenocadoceras*. Их

стратиграфический интервал включает верхи среднего келловей (зона Coronatum) и верхний келловей, преимущественно нижняя часть (зона Athleta).



**Рис. 1.6.8.** 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 - *Cadochamousssetia*, Ch - *Chamousssetia*, 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. В первую очередь, это может быть полезно при внутрибореальной корреляции, трудность которой зачастую не уступает бореально-тетической.

### 1.6.3. Эволюция кардиоцератид в батском и келловейском веке

Вышерассмотренные данные о стратиграфическом распространении макроконховых кардиоцератид, разнообразия типов онтогенеза и морфогенеза взрослых оборотов позволяют выделить несколько филогенетических линий, в целом соответствующих ряду традиционно используемых таксонов (рис. 1.6.9). 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.

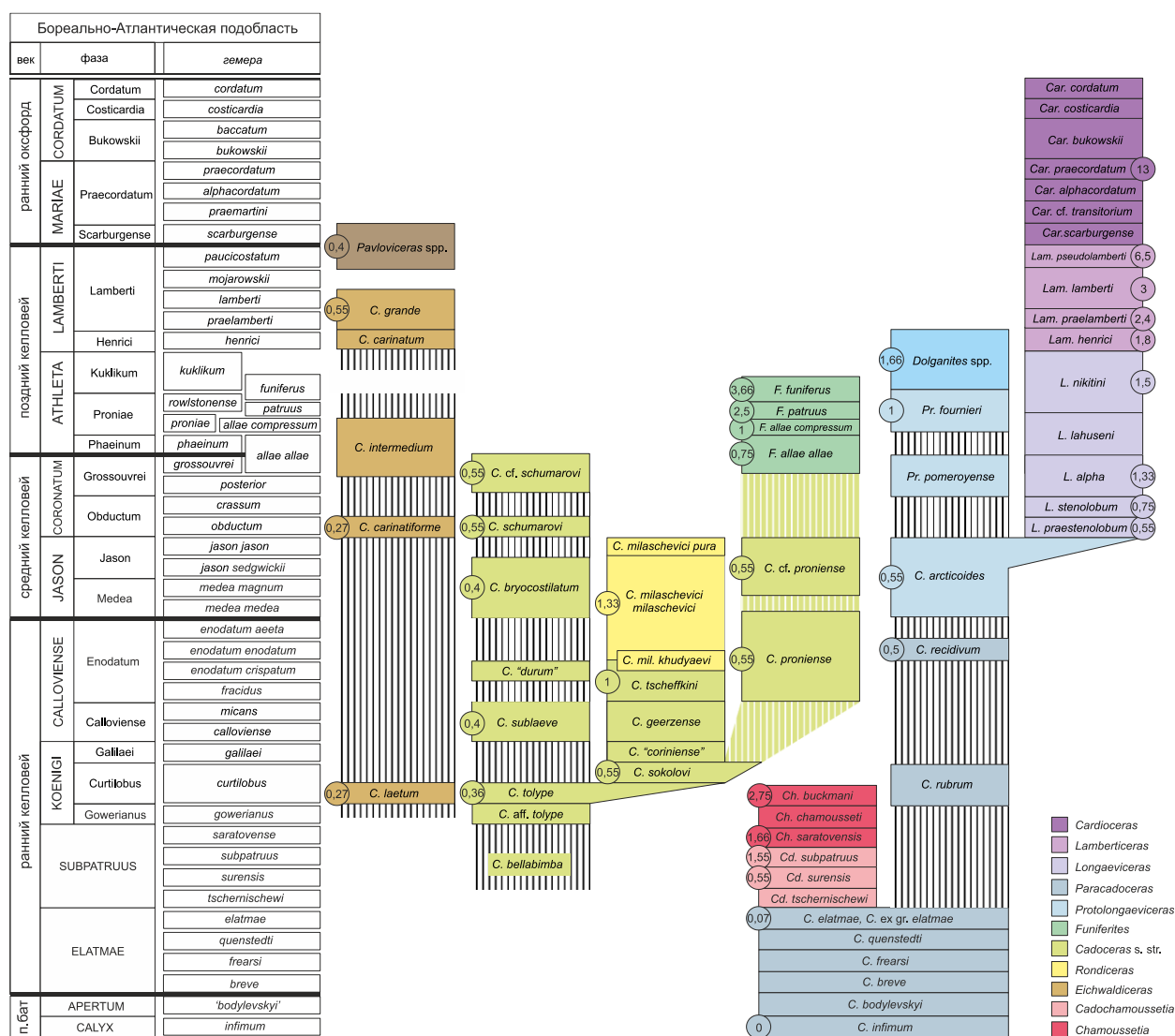


Рис. 1.6.9. Видовой состав и стратиграфическое распространение филогенетических линий аммонитов семейства Cardiocerataidae, сформировавшихся в Бореально-Атлантической биохореме в позднем бате, келловее и раннем оксфорде. Надвидовые таксоны показаны заливкой разного цвета.

Система макроконховых кардиоцератид келловей включает не менее 8 филем, рассмотренных ниже. При описании каждой филемы дана таблица, где показаны филогенетические фазы (сверху вниз от базальной), данные по эволюции морфогенеза средних и поздних оборотов (морфологический тренд) и морфогенеза (морфогенетический тренд). Также в таблице указаны предположительные филогенетические аналоги из других биохорем (викариаты) и разрезы, где прослеживаются две соседние филофазы (если они имеются).

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

### **О происхождении и раннем филогенезе кадоцератин**

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

концепции категории А

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

концепции категории Б

- 8а. *Greencephalites* --- *Cadoceras calyx* - *C. apertum* - *C. bodylevskyi* (Митта, 2000; 2016; Митта, Алсен, 2013)
- 8б. *Arcticoceras* --- *Paracadoceras nageli* - *P. keuppi* (Mitta, 2005; Митта, 2016)

Реконструкции филогенеза батских кардиоцератид во многом основаны на новых данных, полученных при изучении последовательности кадоцератин в верхнем бате Е.

России и, в меньшей степени, в В. Гренландии. Упомянутые концепции можно поделить на две категории:

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

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

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

Основным звеном в эволюции у арктоцефалитин и кадоцератин является изменение размеров умбилика и формы поперечного сечения оборотов в морфогенезе. Изучение морфогенеза различных параметров раковины по этим признакам (U% и rH) у позволяет охарактеризовать преимущество морфологических изменений у видов, составляющих последовательность батских кардиоцератид. К сожалению, количественные и качественные особенности имеющейся выборки кадоцератин из В. Гренландии, в особенности таких видов как *C. calyx* и *C. apertum*, не дают возможности в изучить их морфогенез на всех стадиях развития, в первую очередь на ранних (таб. 1.6.2).

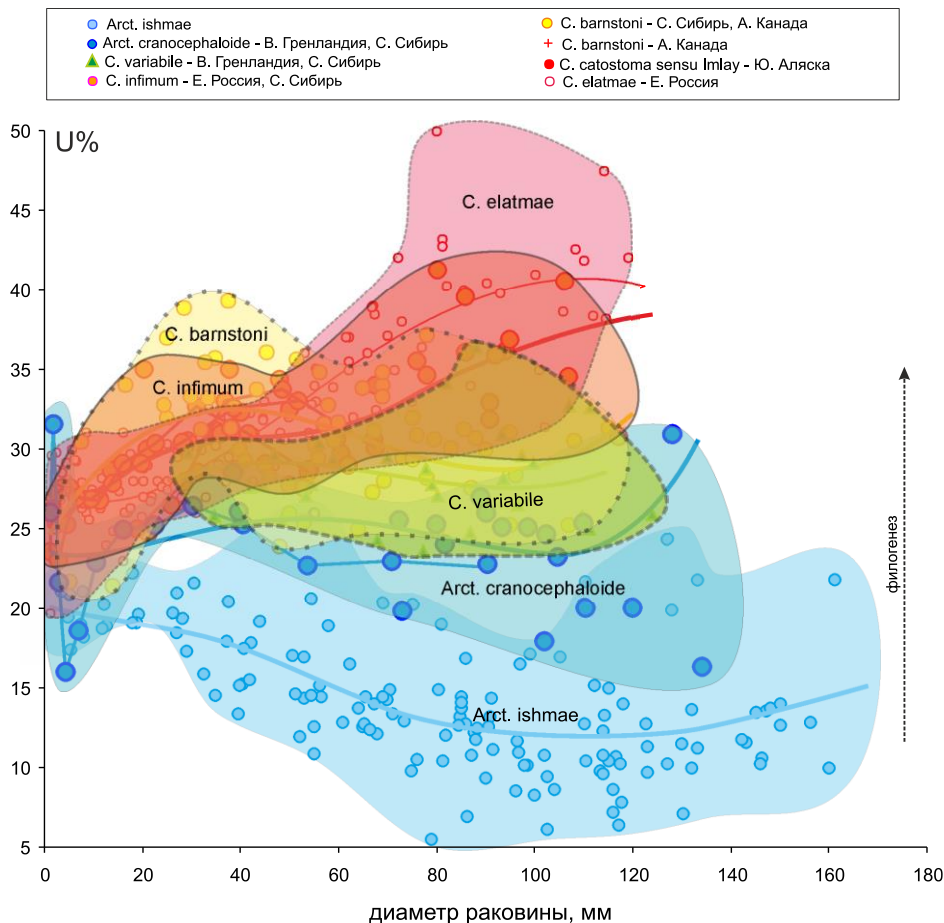
Таблица 1.6.2. Качественные и количественные характеристики материала, на основе которого изучался морфогенез видов арктоцефалитин и кадоцератин бата и базального нижнего келловоя. Сокращения: ППС – пришлифовки с поперечным сечением раковины, ПСО – поперечное сечение оборотов.

	кол-во экз.	кол-во экз. ППС	количество измерений					качество материала для изучения морфогенеза	
			всего	при различном диаметре раковины, мм				умби-лика	ПСО
				0-10	10-20	20-50	>50		
<i>A. ishmae</i> – Арктика, Е. Россия	86	4	140	7	7	17	109	х	х
<i>A. cranocephaloide</i> – В. Гренландия	9	-	19	-	-	1	18	у	н
<i>A. cranocephaloide</i> – С. Сибирь	4	1	17	5	2	4	6	у	у
<i>C. variabile</i> - В. Гренландия	10	-	20	-	-	3	17	у	у
<i>C. barnstoni</i> - Арктика	32	-	56	1	3	16	36	у	у
<i>C. infimum</i> - Е. Россия	26	3	68	10	6	27	25	х	х
<i>C. elatmae</i> - Е. Россия	29	11	137	27	18	46	46	х	х
<i>C. calyx</i> - В. Гренландия	8	1	22	-	1	3	18	у	у
<i>C. ex gr. calyx</i> – С. Сибирь	7	2	30	1	2	9	21	у	у
<i>C. apertum</i> - В. Гренландия	28	-	47	-	-	4	43	у	у

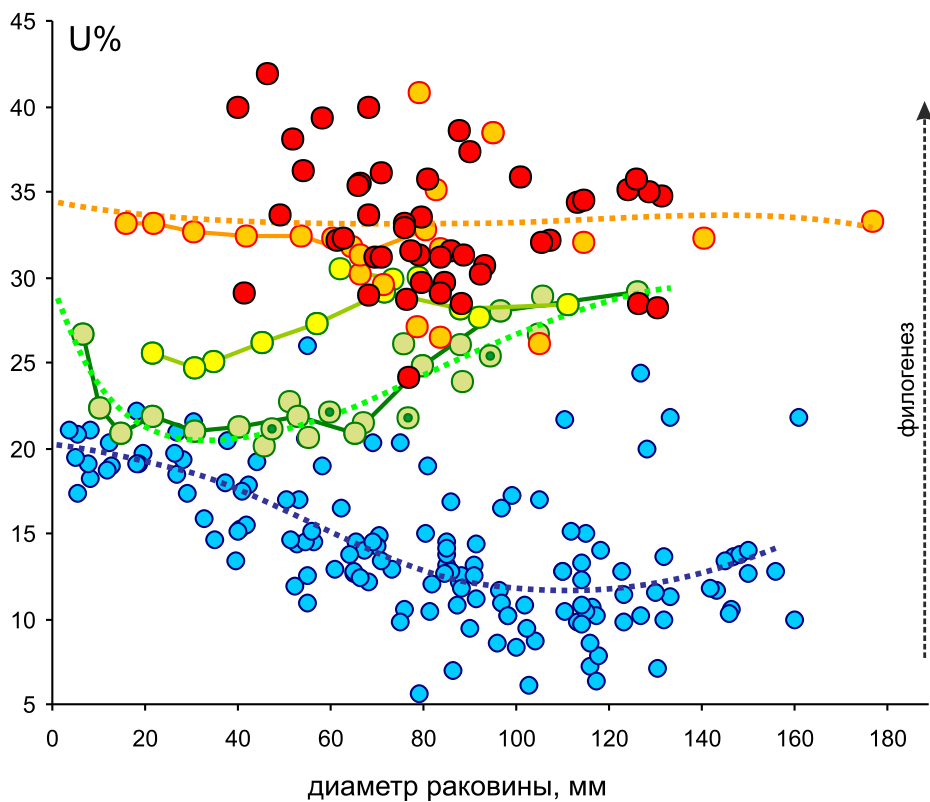
Морфогенез около половины видов не изучен на ранних и даже средних оборотах, что не позволяет в полной мере установить тип морфогенеза умбилика. У некоторых видов практически не изучен морфогенез раковины по пропорциям поперечного сечения. Все это препятствует решению сравнительно-морфологических задач,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

В филогенетическом изменении морфогенеза умбилика видны следующие закономерности:

1. Относительный размер умбилика на протяжении бата согласованно растет на всех стадиях морфогенеза раковины, но в большей мере на средних и взрослых оборотах, от *A. ishmae* до *C. infimum* и до *C. apertum* (рис. 1.6.10; 1.6.11). Таким образом, часть основного звена эволюции в данном случае составляет направленное увеличение эволютивности раковины от инволютной до полуэволютной. Этот общий тренд свойствен обеим филолиниям (*C. ex gr. calyx* и *C. ex gr. barnstoni*), поэтому реконструкции начальных стадий их филогенеза должна учитывать направление морфогенетической тенденции.



**Рис. 1.6.10.** Сравнительный морфогенез у видов филолинии *Arcticoceras* - *Cadoceras* (*Catacadoceras*) - *Cadoceras* (*Paracadoceras*) по относительному диаметру умбилика (U%). В качестве морфогенетического хронометра использован диаметр раковины.



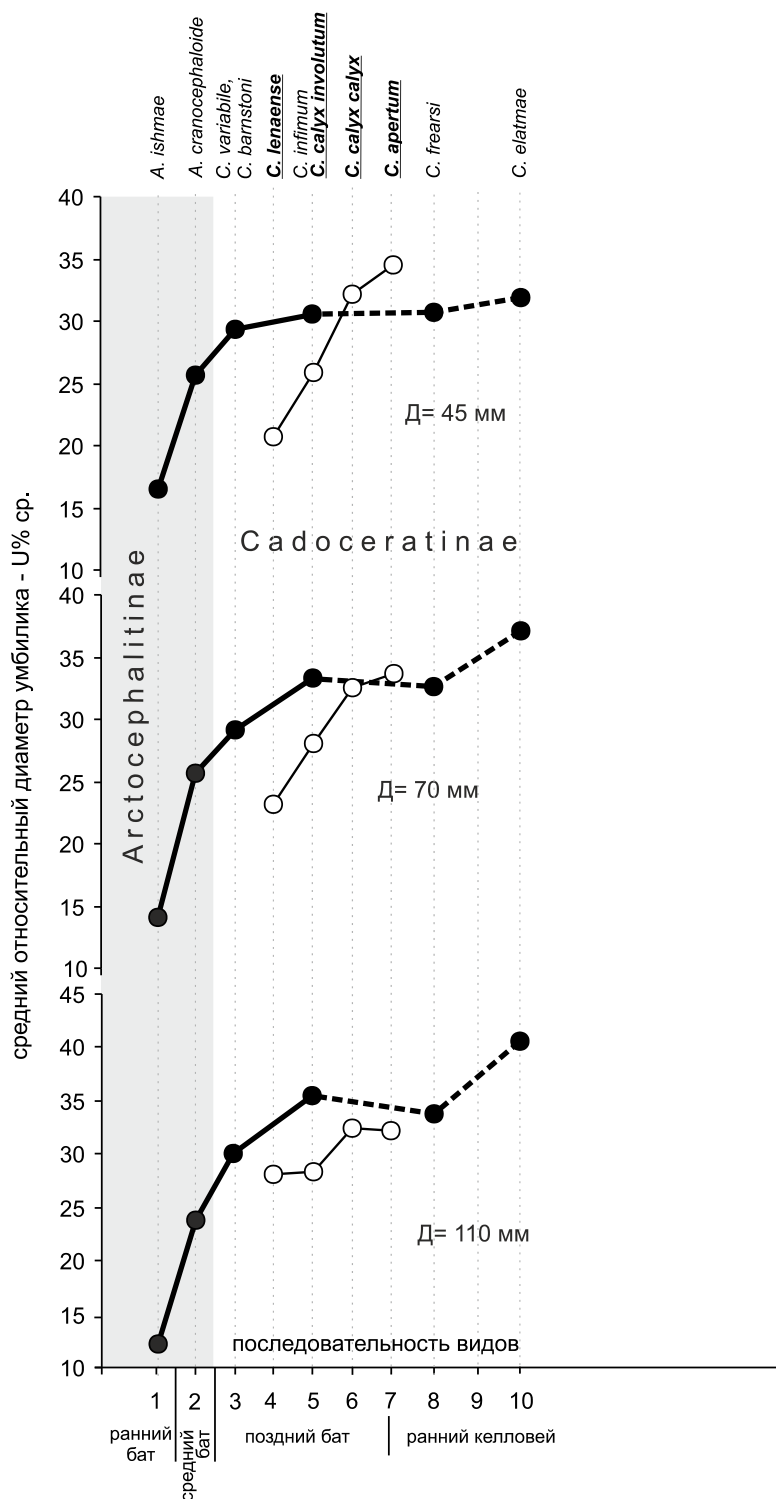
- Анабарский залив, разрез 109
- *C. calyx involutum* - слой 43,
  - *C. lenaense* - слой 42 (кровля)
  - *C. lenaense* - НТ, РТ
  - *A. ishmae*
  - *C. apertum* - В. Гренландия
  - *C. calyx calyx* - В. Гренландия

**Рис. 1.6.11.** Сравнительный морфогенез у видов филолинии *Arcticoceras* - *Cadoceras* ex gr. *calyx* по относительному диаметру умбилика (U%). В качестве морфогенетического хронометра использован диаметр раковин

2. Морфологически (и стратиграфически) переходным видом между арктоцефалитинами и кадоцератинами является *A. cranocephaloide*. Никакого другого вида в среднем бате с такими особенностями не описано, поэтому, по крайней мере, в настоящее время этот вид является единственным претендентом на роль предка кадоцератин, в первую очередь для *C. ex gr. barnstoni*. Тем не менее, признание его в качестве предкового вида для группы *C. ex gr. calyx* наталкивается на ряд противоречащих обстоятельств: базальные представители этой группы (*C. calyx involutum* subsp. nov. и *C. lenaense*) характеризуются среднестатистически более инволютной раковиной на большей части морфогенеза, чем предшествующие им по стратиграфическому положению *A. cranocephaloide* и даже *C. variable* (рис. 1.6.12). Это подтверждает идею раздельного происхождения *C. ex gr. barnstoni* и *C. ex gr. calyx*. В соответствии с трендом филогенетической эволютации раковины, среднебатский предок *C. lenaense* должен обладать еще более инволютной раковиной (U% = 17-20% для средних оборотов). Кадоцератин с такими особенностями до сих пор не найдено. С другой стороны, из среднего бата В. Гренландии изображен экземпляр (Митта, Алсен,



2013, фототабл., фиг. 1) с широкими оборотами и экстремально (для батских кардиоцератид в целом) широким умбиликом (U% = 43-44 %). Эта форма рассматривается Митта и Алсеном (2013) как наиболее ранний представитель кадоцератин, переходный от *Greencephalites* к *C. ex gr. calyx*. В настоящий момент это предположение трудно оценить положительно, поскольку непонятно, насколько найденный единственный экземпляр соответствует норме или является aberrантным.



**Рис. 1.6.12.** Изменение среднестатистических размеров умбилика при различном диаметре раковины в двух филолиниях кардиоцератид, дающих начало подсемейству Cadoceratinae. Черными кружками показана филолиния *Arcticoceras* - *Cadoceras* (*Catacadoceras*) - *C. (Paracadoceras)*, белыми кружками - филолиния *Cadoceras ex gr. calyx*. Средние значения получены на основе линий тренда каждого таксона (см. рис.). Сплошными линиями обозначены филогенетические связи без пропусков, пунктирными линиями - с пропусками (при условии, что морфогенез промежуточных форм не изучен).

3. Кадоцератины сравниваемых филолиний характеризуются различными типами морфогенеза умбилика (рис. 1.6.10; 1.6.11): восходящий U%-тренд свойствен лишь *Cadoceras infimum*, *C. frearsi* и *C. elatmae*; группе *Cadoceras* ex gr. *calyx* присущ слабо-восходящий или переходный тип морфогенеза умбилика. Такое различие в морфогенезе обеих групп весьма радикально. Это также свидетельствует о более вероятной преемственности келловейских кадоцератин *C. ex gr. elatmae* от позднебатских *C. infimum* (= *C. keurpi*), нежели от *C. ex gr. calyx*.

Обе филолинии весьма близки в особенностях тренда морфогенетических преобразований умбилика. Отличия носят частный характер, в основном, порядком стабилизации изменений на различных филофазах. В первой филолинии более направленно происходила смена U%-тренда с нисходящего на восходящий через промежуточный, во второй эта смена не имела такой строгой регулярности.

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

филофаза	гН		U%		U%-тренд		
	+	-	+	-	восходящий	промежуточный	нисходящий
<i>A. ishmae</i>							+
<i>A. cranocephaloide</i>		+	++			+	
<i>C. variabile</i> , <i>C. barnstoni</i>		+	+			+	
<i>C. infimum</i>	+		на ВС	на СВО	+		
<i>C. frearsi</i>		+			+		
<i>C. elatmae</i>		+	на ВС	на СВО	+		

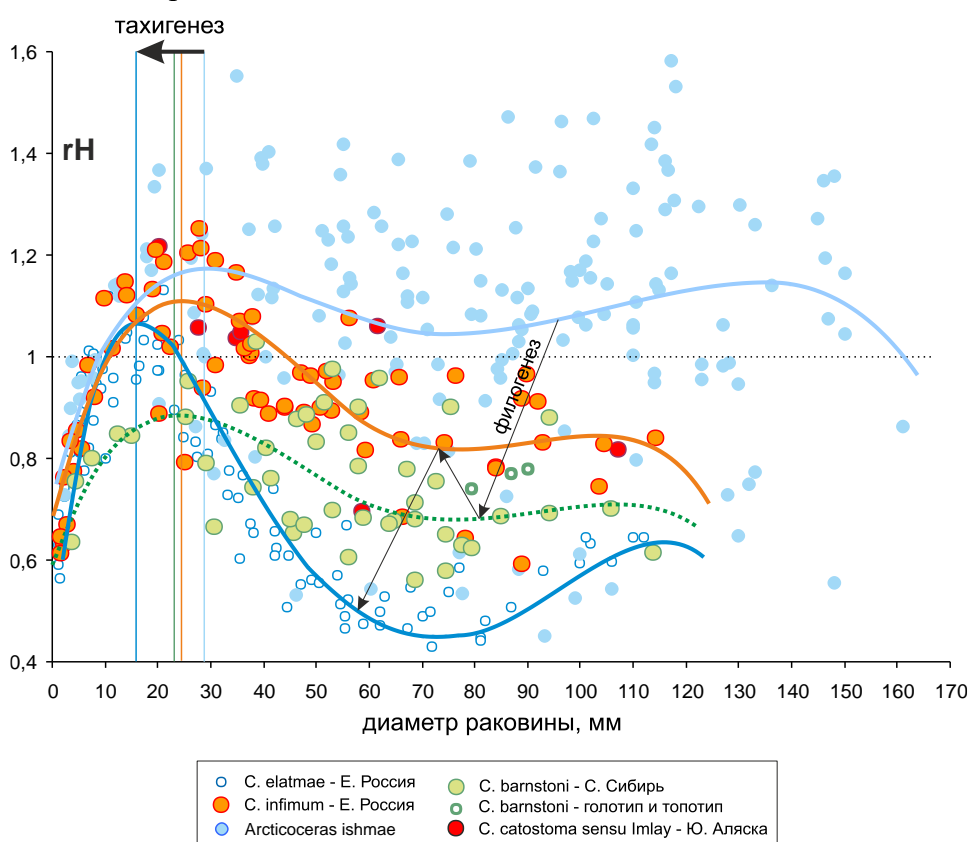
Табл. 1.6.5. Характеристика морфогенетических тенденций в эволюции филолинии *Arcticoceras* – *Cadoceras* ex gr. *calyx*. СВО – стадия высоких оборотов; ВС – взрослая стадия; гН – относительная высота оборотов; U% - относительный диаметр умбилика. Плюсом и минусом показано повышение и понижение значений параметра.

филофаза	гН		U%		U%-тренд		
	+	-	+	-	восходящий	промежуточный	нисходящий
<i>A. ishmae</i> (Keys.)							+
<i>C. lenaense</i> Meled.		на ВС	++		+		
<i>C. calyx involutum</i> subsp. nov.		на ВС	+			+	
<i>C. calyx calyx</i> Spath	на ВС	на СВО	+			+	
<i>C. apertum</i> Call. et Birk.		?				+	

Изменение пропорций поперечного сечения оборотов в филогенезе сводится к следующему:

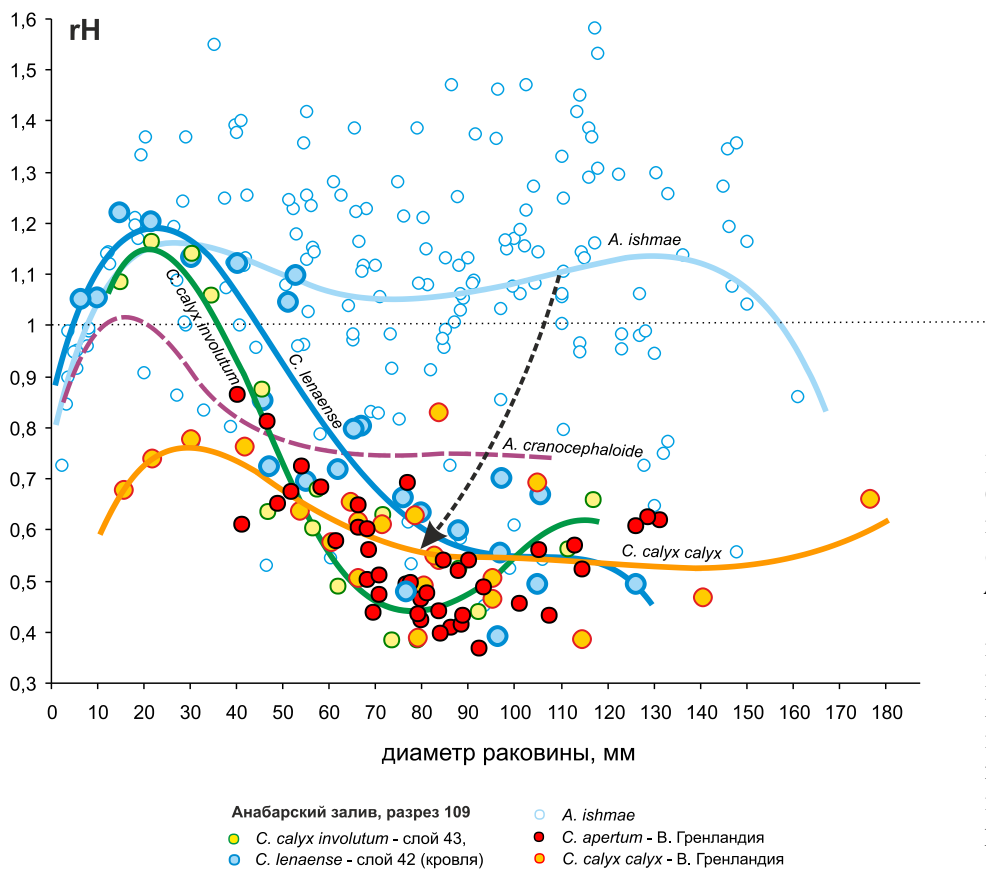
1. Относительная высота оборотов последовательно понижается в обеих филолиниях (*C. ex gr. barnstoni* и *C. ex gr. calyx*) (рис. 1.6.13; рис. 1.6.14). Этот процесс

более характерен для взрослых оборотов. Небольшие колебания средних значений в различные филофазы наблюдается в каждой группе. В частности, после понижения значений  $rH$  на стадиях *A. cranocephaloide*, *C. variable* и *C. barnstoni*, происходит вторичное повышение значений у *C. infimum*. На СВО процесс понижения происходил лишь у некоторых видов или подвидов. Результаты, полученные для группы *C. ex gr. calyx*, в особенности у восточно-гренландских таксонов, весьма схематичны, поскольку слабо подтверждены измерениями на стадии СВО. Поэтому полученная картина может измениться в первую очередь для видов *C. calyx calyx* и *C. apertum*. То же самое относится к топотипической популяции *A. cranocephaloide*, для которого измерения высоты оборота не сделаны вообще.

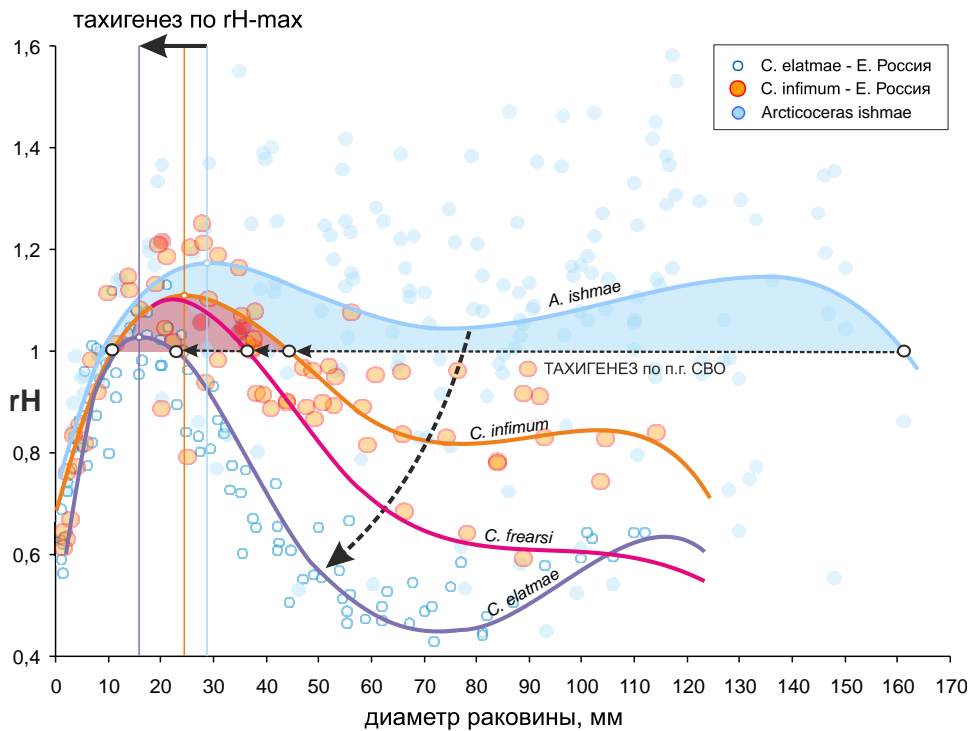


**Рис. 1.6.13.** Сравнительный морфогенез и структура гетерохронного сдвига у видов филолинии *Arcticoceras* - *Cadoceras* (*Catacadoceras*) - *Cadoceras* (*Paracadoceras*) по относительной высоте оборота ( $rH$ ). В качестве морфогенетического хронометра использован диаметр раковины. Вертикальными линиями показан среднестатистический диаметр раковины, при котором

2. На протяжении батского века происходит сокращение длины СВО и смещение поздней границы этой стадии вглубь морфогенеза. Этот процесс происходит тахигенетически и в обеих филогенетических группах (рис. 1.6.15). 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*.



**Рис. 1.6.14.** Сравнительный морфогенез у видов филоинии *Arcticoceras* - *Cadoceras* ex gr. *calyx* по относительной высоте оборотов (rH). В качестве морфогенетического хронометра использован диаметр раковины.



**Рис. 1.6.15.** Сравнительный морфогенез и структура гетерохронного сдвига у видов филоинии *Arcticoceras* - *Cadoceras* (*Catacadoceras*) - *Cadoceras* (*Paracadoceras*) по относительной высоте оборота (rH). В качестве морфогенетического хронометра использован диаметр раковины. Направление филогенеза показано стрелкой. Заливкой обозначена стадия высоких оборотов.

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

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

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.

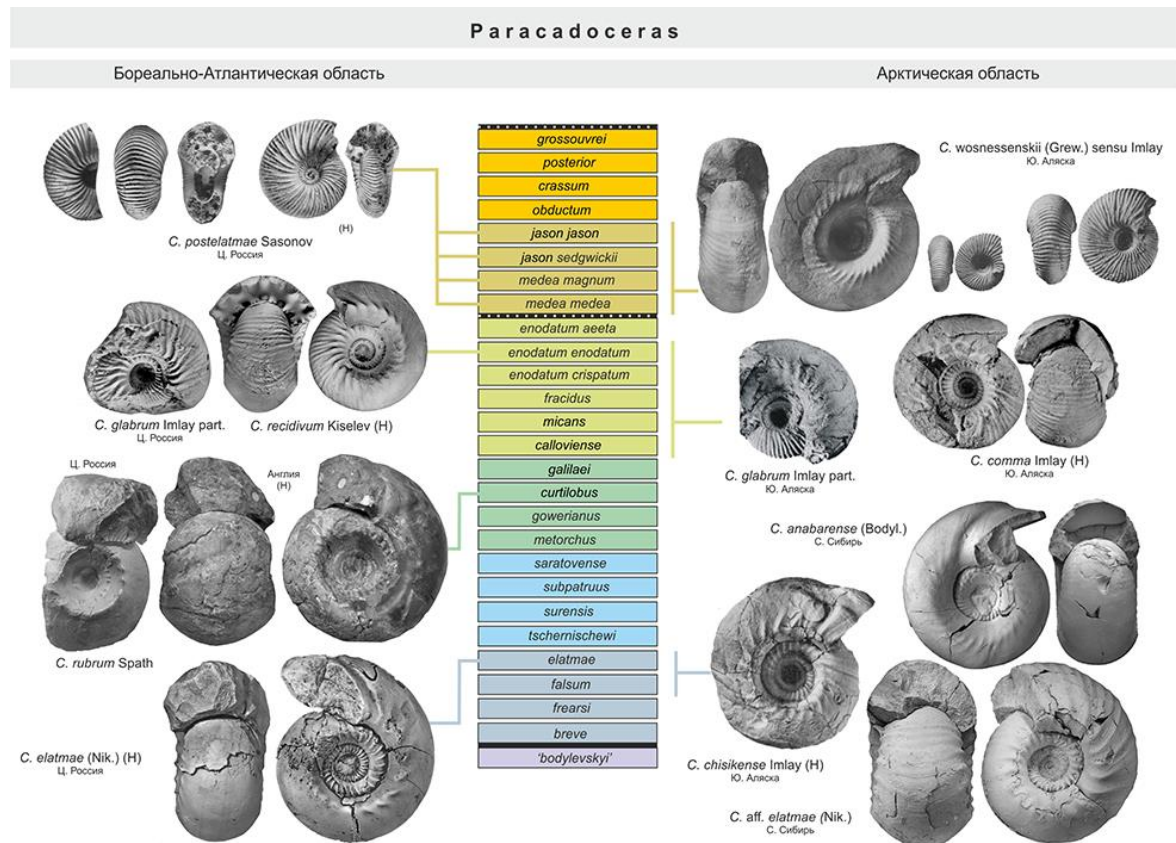
### **«Плезиоморфные» филогенетические линии кадоцератин**

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. Они характеризуются сохранением кадиконической стадии развития у большинства видов, слабо выраженной стадией высоких оборотов, рельефной или грубой скульптурой и почти полным отсутствием апоморфных признаков.

Плезиоморфные признаки присутствуют у всех видов, вплоть до филогенетически терминальных. Вследствие этого большинство представителей этих филолиний, даже из раннего или среднего келловоя, имеют, в целом, раннекелловейский, а, в отдельных случаях, позднебатский облик. Неправильная диагностика видов из этой группы может привести к наиболее существенным стратиграфическим ошибкам, в масштабе подъяруса или даже яруса.

### Филолиния *Cadoceras* (*Paracadoceras*) (рис. 1.6.16)

Первые представители *C.* (*Paracadoceras*) появляются в терминальном позднем бате и являются несомненными потомками подрода *C.* (*Catacadoceras*). В отличие от последних, у них формируется сглаженный морфотип КЖК и формируется кадиконическая стадия, завершающая морфогенез. Также на КЖК присутствует скульптура в виде булл. Признаки этой стадии являются наиболее важными для диагностики как самого подрода, так и входящих в него видов. Филогенетическая последовательность этих видов хорошо изучена для базального нижнего келловоя Бореально-Атлантической биоохреме (зона *Elatmae*) и Арктики (зона *Apertum* В. Гренландии, зоны *Falsum* и *Anabarense* С. Сибири и зона *Tonniense* Ю. Аляски). В этих регионах сформировалось два центра происхождения этой группы, арктический и бореально-атлантический (см. выше).



**Рис. 1.6.16.** Последовательность видов келловейский кадоцератин филолинии *Cadoceras* (*Paracadoceras*) Бореально-Атлантической и Арктической областей. Стратиграфическая шкала представлена последовательностью биогоризонтов. Биогоризонты, принадлежащие различным зонам, обозначены различной заливкой.

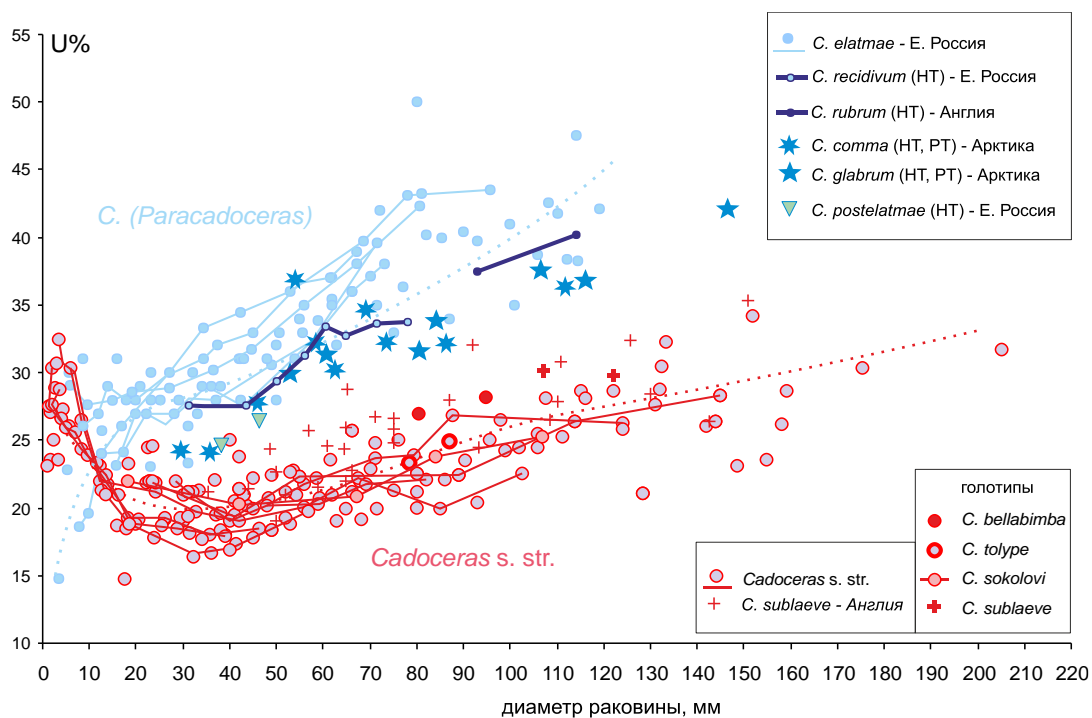
Идея о распространении *C.(Paracadoceras)* исключительно в пределах нижней части нижнего келловея нуждается в пересмотре. Неоднократно показано (Киселев, 2001a-в), что расцвет этой группы в данном стратиграфическом диапазоне следует рассматривать как акме-уровень, в то время как верхняя граница стратиграфического распространения этого подрода доходит вплоть до среднего келловея. Его представители встречаются весьма редко в верхней части нижнего и среднем келловее в Бореально-Атлантической биохореме и более часто в Арктике. Так, в зоне *Calloviense* Англии можно встретить формы, почти не изменившиеся на внутренних оборотах, по сравнению с *C. elatmae* (Nik.), но имеющие гладкую конечную жилую камеру (Spath, 1932, стр.63). Дж. Калломон определяет эти формы как *Cadoceras (Cadoceras) aff. elatmae* (Nik.) (Callomon, 1963, стр. 52) а Л. Спэт выделил их в отдельный вид *Cadoceras rubrum* Spath (изображение голотипа см. Callomon, 1963, табл. 1, фиг. D).

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

В среднерусских разрезах найдено два вида поздних *C. (Paracadoceras)*, имеющих сходство с высокобореальными видами, что позволяет по-новому взглянуть на историю этой группы. В данной работе они определяется как *C.(P.) postelatmae* Sas. (Сазонов, 1957, табл. XII, фиг. 1) и *C.(P.) recidivum* Kis. Оба эти вида характеризуются морфогенезом,



свойственному *C.(Paracadoceras)* (рис. 1.6.17) и образуют единую группу с *C.(P.) rubrum* и *C.(P.) glabrum* и *C.(P.) comma*. Не исключено, что часть из этих видов являются синонимами, например *C.(P.) rubrum*, *C.(P.) recidivum* и *C. comma*. Если это так, данные формы представляют хороший корреляционный репер, позволяющий увязать бореальные и бореально-атлантический шкалы в интервале зон Koenigi – Calloviense. Так, голотип *C.(P.) rubrum* происходит из зоны Koenigi, подзоны Curtilobus (Page, 1988), а *C.(P.) recidivum* и *C.(P.) cf. glabrum* - подзоны Enodatum.



**Рис. 1.6.17.** Сравнительный морфогенез *Cadoceras (Paracadoceras)* и *Cadoceras s. str.* по относительному диаметру умбилика (U). В качестве морфогенетического хронометра использован диаметр раковины.

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



Таблица 1.6.5. Основные характеристики филолинии *Cadoceras* (*Paracadoceras*). ИА – индекс апоморфности; ВО – взрослые обороты; СВО – стадии высоких оборотов; СО – средние обороты; гН – относительная высота оборотов; U% - относительный диаметр умбилика. Серой заливкой показаны плезиоморфные признаки.

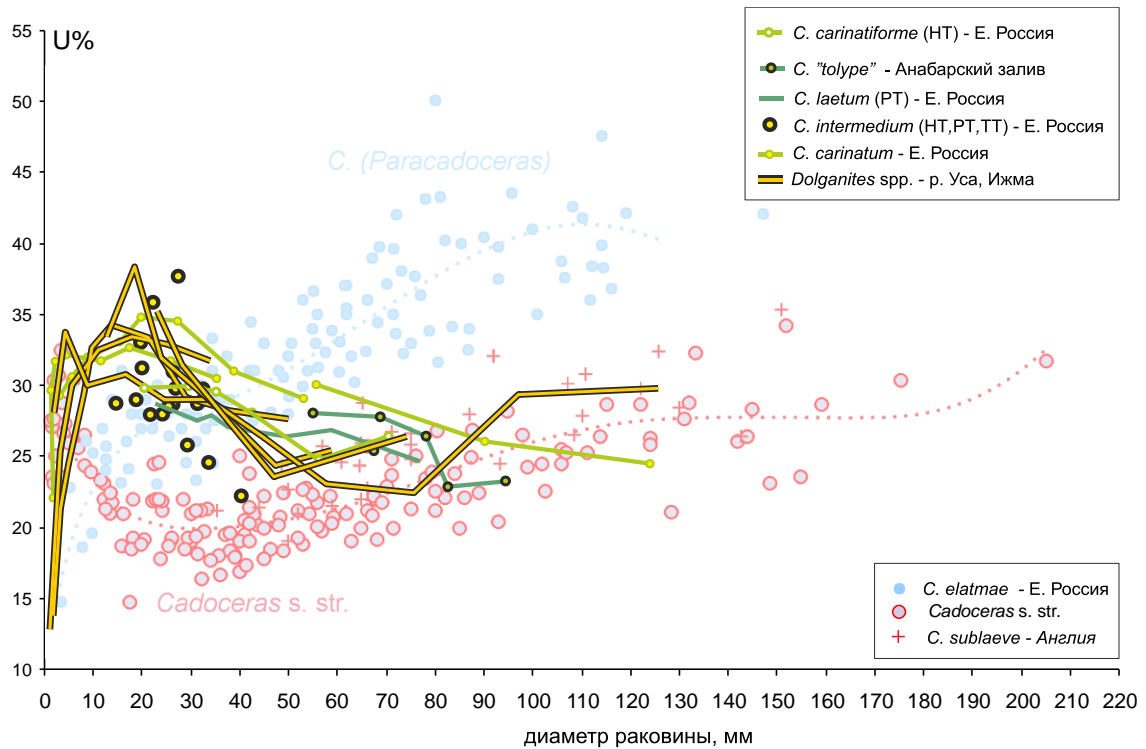
филофаза	Морфологический тренд				ИА	Морфогенетический тренд			викариат	
	U	скульптура				Дин. U%	Длительность СВО	Максимальное гН на СВО		
<i>C. gr. elatmae</i>	<i>Paracadoceras</i>	Понижение эволюности средних оборотов	буллы	Простые ребра	Двойные ребра	0,07	Градуальный тип	1	1,06	<i>C. chisikense</i> Iml.
<i>C. rubrum</i>										<i>C. glabrum</i> Imlay
<i>C. glabrum</i> part. <i>C. recidivum</i>			<i>C. comma</i> Imlay							
<i>C. postelatmae</i>			<i>C. ex gr. wosnessenskii</i> Sas.							
<i>C. aff. postelatmae</i>										
			Буллы и буллоиды	Тройные ребра		0,3				

### Филолиния *Cadoceras* (*Eichwaldiceras*)

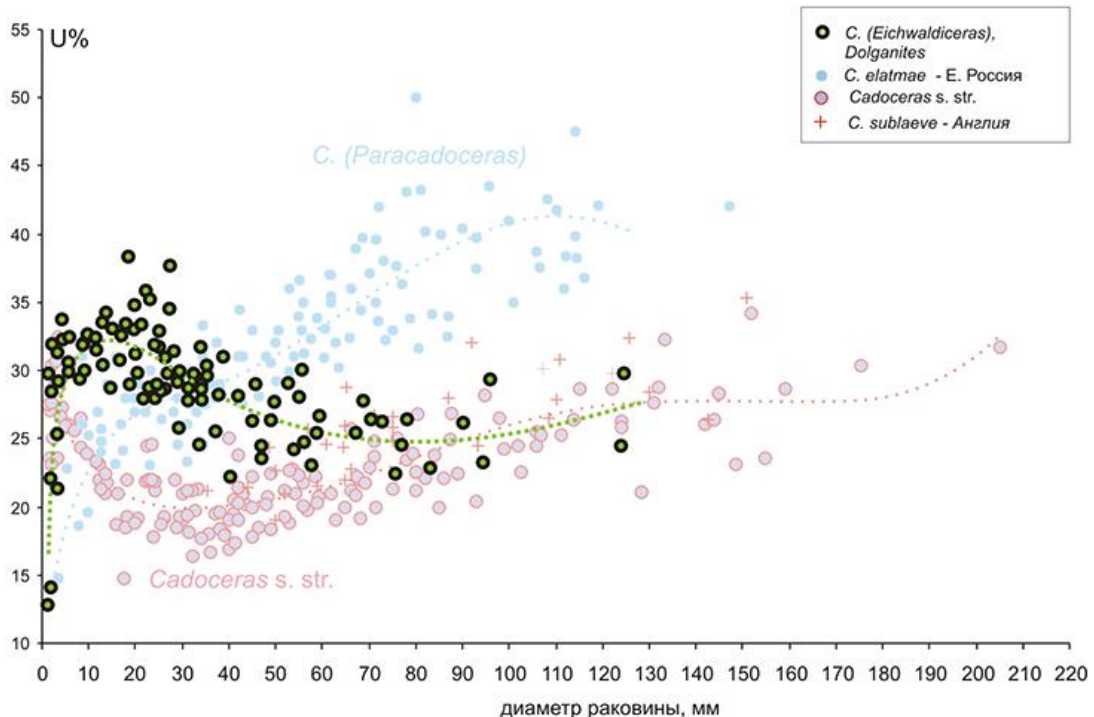
Линия включает формы, обладающие вздутыми оборотами, с относительной высотой  $гН < 1$  на всех стадиях морфогенеза, рурзирадиатной или ректирадиатной скульптурой. Кадиконическая стадия хорошо развита и характеризуется кадиконом или сфероконом с очень низким поперечным сечением. На взрослых оборотах представители этой филолинии мало отличимы от *Cadoceras* s. str., но существенно отличаются от нее и остальных кадоцератин на внутренних оборотах и стилем морфогенеза. Умбилик достигает наибольших относительных размеров на средних оборотах ( $D = 20-30$  мм), после чего неуклонно уменьшается, что характеризует нисходящий U%-тренд. У остальных кадоцератин ход морфогенеза противоположный (рис. 1.6.18; рис. 1.6.19).

Этот характерный стиль развития умбилика прослеживается у раннекеллоуейских (*C. laetum*), среднекеллоуейских (*C. carinatiforme*) и позднекеллоуейских видов (*C. intermedium* и *C. carinatum*). Все они характеризуются очень близким весьма плезиоморфным морфотипом, тем не менее, не исключено, что он возник независимо в разных филолиниях кадоцератин. Свидетельством этого может быть существование больших стратиграфических диастем между данными видами, в особенности между средне и нижнекеллоуейскими (рис. 1.6.9). Не исключена вероятность того, что экстремально вздутый морфотип у кадоцератин может быть проявлением изменчивости в пределах «биовида» - явление, проиллюстрированное Дж. Калломоном в ряду переходных форм от изохронных *Lamberticeras* до *Eboraciceras* и *Eichwaldiceras* (Callomon, 1985, text-fig. 5). Соответственно, если концепция биовида справедлива, то объединение рассматриваемых видов в одну филолинию может быть проявлением филогенетической искусственной

систематики (ФИС-модель). Тем не менее, наличие уникальных особенностей, в первую очередь весьма специфичного морфогенеза, не позволяет полностью отвергнуть идею филетической преимущества упомянутых видов хотя бы в рамках гипотезы.



**Рис. 1.6.18.** Сравнительный морфогенез различных видов кадоцератин с нисходящим типом морфогенеза умбилика - *Cadoceras* (*Eichwaldiceras*) и *Dolganites*. Для сравнения показано распределение таксонов с восходящим морфогенезом умбилика - *Cadoceras* (*Paracadoceras*) и *Cadoceras* s. str. В качестве морфогенетического хронометра использован диаметр раковины.



**Рис. 1.6.19.** Сравнительный морфогенез кадоцератин с различным типом морфогенеза умбилика - нисходящим (*Cadoceras* (*Eichwaldiceras*) и *Dolganites*) и восходящим (*Cadoceras* (*Paracadoceras*) и *Cadoceras* s. str.). В качестве морфогенетического хронометра использован диаметр раковины.

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

Вид *C.(E.) carinatiforme* можно рассматривать как связующее звено между ранне-келловейскими *C.(Eichwaldiceras)* и сходными позднекелловейскими формами: *C.(E.) intermedium* Kiselev (фаза Athleta) - *C.(E.) carinatum* (Eichw.) и *C.(E.) grande* (Ark.) (фаза Lamberti). Развитие позднекелловейских форм проходило по пути увеличения плотности скульптуры и изгиба ребер (Kiselev, Rogov, 2018, fig. 13). Первый вид является неоэндемиком центральной части Е. России, остальные известны во всей Бореально-Атлантической области.

Таблица 1.6.7. Основные характеристики филолинии *Cadoceras* (*Eichwaldiceras*). ИА – индекс апоморфности; ВО – взрослые обороты; СВО – стадия высоких оборотов; СО – средние обороты; гН – относительная высота оборотов; U% - относительный диаметр умбилика. Серой заливкой показаны плезиоморфные признаки.

филофаза	Морфологический тренд				ИА	Морфогенетический тренд				викариат			
	U	скульптура				Длин. U%	Длит. СВО (в полуоборотах)	Макс. гН на СВО	U%-тренд				
<i>C. aff. elatmae</i>	<i>Raracadooceras</i>	Понижение эволютивности спелых оборотов	буллы	Простые ребра	Двойные ребра	прозрадиатная	0,07	градуальный тип	восходящий	C. tolype Imlay sensu Knyazev et al.			
<i>C. simulans</i>											ректрадиатная	1,5	1,19
<i>C. laetum</i>											рурзирадиатная		
<i>C. carinatiforme</i>	<i>Eichwaldiceras</i>	Понижение эволютивности спелых оборотов	Буллы и буллоиды	Тройные ребра	Двойные ребра	резко рурзирадиатная	0,16	градуальный тип	нисходящий	C. tolype Imlay sensu Knyazev et al.			
<i>C. intermedium</i>											рурзирадиатная		
<i>C. carinatum</i>											синусоидальная	1	0,81
<i>C. grande</i>							0,55						

Специфический тип морфогенеза, характерный для этой филолинии, возникает во второй половине раннего келловоя (фаза Koenigi) у *C. laetum* Gulyaev (Гуляев, 1997, табл.

V, фиг.4). Кадоцератины эхвайльдицерасового морфотипа встречаются и ниже, в зоне Elatmae, например, *Cadoceras simulans* Spath (Никитин, 1885, табл. (IX)XI, фиг. 48), однако морфогенез умбилика у этого вида не отличается от *C. (P.) elatmae* (Nik.).

#### **Филолиния *Cadoceras* s. str. ex gr. *sublaeve* (рис. 1.6.20)**

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

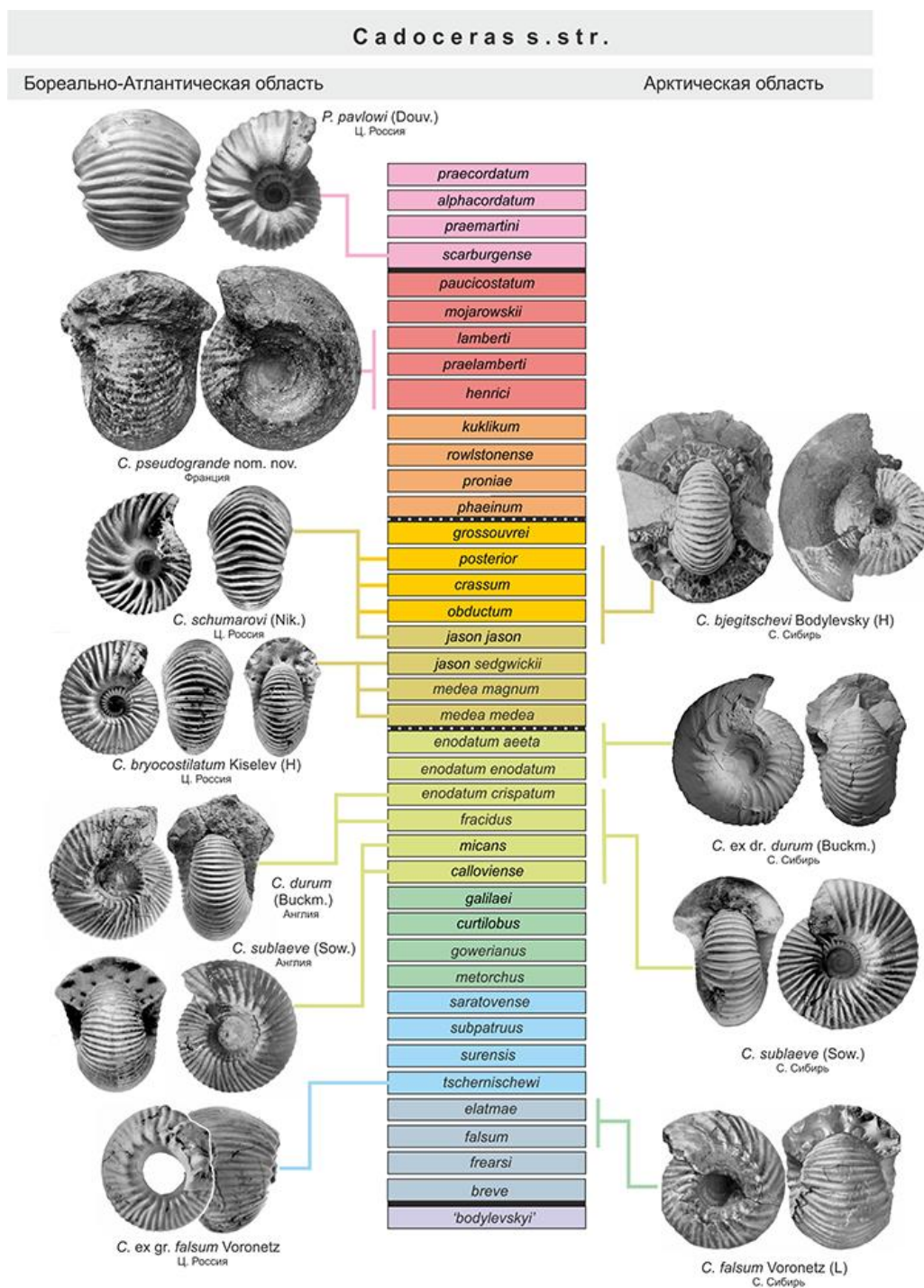
Традиционно, данная группа (группа 2 по Imlay, 1953, группа 3 (частично) по Romprekij, 1900) рассматривалась как исключительно нижнекекелловейская. Весьма часто некоторые из видов этой группы определялись как виды подрода *C. (Bryocadoceras)* (Меледина, 1977; 1994; Киселев, 2001б,в и др.). Объем и границы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

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

- A. *C. ex gr. sublaeve* (включает типовой вид рода *Cadoceras*);
- B. *C. ex gr. elatmae* (включает типовой вид рода *Paracadoceras*)
- C. *C. ex gr. sokolovi*
- D. *C. ex gr. milashevici* (включает типовой вид рода *Rondiceras*);
- E. *C. ex gr. subpatruus* (включает типовой вид рода *Cadochamoussetia*);
- F. *C. ex gr. falsum-calyx* (включает типовой вид подрода *Bryocadoceras*).
- G. *C. ex gr. allae* (включает типовой вид подрода *Funiferites*).

**Первая модель (A): *Cadoceras* s. str. = *C. ex gr. sublaeve*** (Меледина, 1997; 1994; Алифиоров и др., 2017). Эта модель, в целом, унаследована от группировки кадоцератин Имлея (Imlay, 1953). В монографиях Мелединой подрод производится от *C. ex gr. elatmae* (подрод *Paracadoceras*). В другой работе отмечается, что установить предковую группу

*Cadoceras* s. str. «не представляется возможным» (Алифиров и др., 2017, с. 13). Виды из *C. ex gr. milashevici* рассматриваются как самостоятельный род *Rondiceras*.



**Рис. 1.6.20.** Последовательность видов келловейских кадоцератин филолинии *Cadoceras* s. str. Бореально-Атлантической и Арктической областей. Стратиграфическая шкала представлена последовательностью биогоризнтов. Биогоризнты, принадлежащие различным зонам, обозначены различной заливкой.

**Вторая модель (А, В):** *Cadoceras* = *C. ex gr. sublaeve* + *C. ex gr. elatmae* (Митта, 2000). Виды, относящиеся к *C. ex gr. milashevici* и *C. ex gr. sokolovi* рассматриваются в

объеме рода *Rondiceras*, который происходит от *C. ex gr. subpatruus* (род *Cadochamoussetia*).

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

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

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

**Шестая модель (А, В, С, D, F):** *Cadoceras* = *C. ex gr. sublaeve* + *C. ex gr. elatmae* + *C. ex gr. falsum-calyx* + *C. ex gr. sokolovi* + *C. ex gr. milashevici* (Митта, Альсен, 2013; Митта, 2016). Род *Cadoceras* выводится от батского рода *Greencephalites*. Группа *C. ex gr. subpatruus* отнесена к роду *Chamoussetia*, при этом род *Cadochamoussetia* упраздняется как невалидный. То же самое относится и к *Rondiceras*.

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

Группы кадоцератин	Модели филогенеза и систематики кадоцератин					
	Первая	Вторая	Третья	Четвертая	Пятая	Шестая
A. - <i>sublaeve</i>	+	+	+	+	+	+
B. - <i>elatmae</i>	<i>Paracadoceras</i>	+	<i>Paracadoceras</i>	<i>Paracadoceras</i>	<i>Paracadoceras</i>	+
C. - <i>sokolovi</i>		<i>Rondiceras</i>	+	+	<i>Rondiceras</i>	+
D. - <i>milashevici</i>	<i>Rondiceras</i>		+			
E. - <i>subpatruus</i>		<i>Cadochamoussetia</i>	<i>Cadochamoussetia</i>	<i>Cadochamoussetia</i>	<i>Cadochamoussetia</i>	<i>Chamoussetia</i>
F. - <i>falsum-calyx</i>	<i>Bryocadoceras</i>	+	<i>Bryocadoceras</i>	<i>Bryocadoceras</i>	+	+
G. - <i>allae</i>			+	<i>Funiferites</i>	<i>Funiferites</i>	
Объем <i>Cadoceras s. str.</i>	1	3	4	2	2	5

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

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

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

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

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

Проверка обеих гипотез требует изучения сравнительного морфогенеза раковины у всех сравниваемых кадоцератин по ключевым признакам, в первую очередь относительного диаметра умбилика, который, как уже было показано статистически отличается у разных групп кадоцератин. К сожалению, морфогенез *C. sublaeve*, тип рода *Cadoceras*, из типового региона (Англия) детально не изучался. Поэтому результаты и выводы, основанные на визуальном сравнении типового материала, представленные в

вышеперечисленных моделях, не имеют большого значения как доказательства филогенетического родства.

Изучение морфогенеза U% , проведенные по выборке видов *C. tolype*, *C. sokolovi*, *C. geerzense*, *C. tscheffkini*, *C. sublaeve*, показало, что все эти виды, существовавшие на протяжении второй половины раннего келловея (фазы Koenigi - Calloviense) располагаются в одном и том же морфогенетическом поле (рис. 1.6.17). Такое сходство, вероятно, является следствием их филогенетического единства, которое не оспаривается ни в одной из вышеперечисленных моделей. Морфогенетическое поле более молодых *Cadoceras* s. str. в одинаковой мере отличается от такового у стратиграфически предшествующих им *C. falsum* (рис. 1.6.4) и *C. tschernischewi* на средних и взрослых оборотах. Существенные отличия могут быть только на самых первых оборотах: у *C. falsum* в интервале Д = 0-20 мм происходит резкое падение значений U%, как и у *Cadoceras* s. str. (сальтативный восходящий U%-тренд). У *C. tschernischewi*, наоборот развитие умбилика происходит по пути неуклонного расширения (градуальный восходящий U%-тренд). Эти результаты получены по незначительной выборке и требуют проверки на дополнительном материале. Данный пример показывает, что ни одна модель происхождения *Cadoceras* s. str. в настоящее не может быть доказана по данным, опубликованным в литературе.

Наиболее достоверно филолиния может быть прослежена в верхах нижнего келловея, однако неоднократно показано, что ее представители могут быть встречены и выше. Между нижнекелловейскими формами *Cadoceras* s. str. (близким к типовому виду) и средне- верхнекелловейскими, типа *C.(C.) bjegitschevi* Bodyl. не находили промежуточных форм, что породило таксономическую путаницу в обоих случаях, хотя последнюю форму еще Р. Имлей и В.И. Бодылевский считали близкой к *C.(Paracadoceras)*. В среднем келловее представитель этой группы *C.(C.) bryocostilatum* Kiselev встречается исключительно редко (примерно 1 на 100 сопутствующим им *C.(Rondiceras)*). Этот вид сохраняет многие параметры формы, унаследованные от раннекелловейских предков, близких к типовому виду. Главные изменения происходят в скульптуре в сторону ее дифференциации: полное исчезновение простых ребер и обилие трехраздельных. Дальнейшая эволюция группы разделилась на два направления. Первое из них связано с еще большим разрежением и дифференциацией скульптуры: полностью исчезают двураздельные ребра и появляются вставные. Сечение раковины еще больше утолщается и принимает килеватую форму. Эта стадия эволюция охарактеризована 1-2 видами в фазе Obductum, в первую очередь *C.(B.) schumarovi* Nik. Сходной морфологией



обладает *C.(B.) bjegitschevi* Bodyl., которого мы считаем синонимичным предыдущему виду. Образец В.А. Бодылевского (Бодылевский, 1960, табл. VI, фиг.1, табл. VII, фиг.1) показывает форму и сечение взрослых оборотов, которые отличаются от нижнекелловейских форм лишь повышенной инволютностью.

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

Таблица 1.6.8. Основные характеристики филолинии *Cadoceras* s. str. ex gr. *sublaeve*. ИА – индекс апоморфности; U% - относительный диаметр умбилика. Серой заливкой показаны плезиоморфные признаки.

филофаза		Морфологический тренд				ИА	викариат	
		U%	скульптура					
<i>C. bellabimba</i>	<i>Cadoceras</i> s. str.	Понижение эволютивности средних оборотов	Буллы и буллоиды	Простые ребра	Двойные ребра	Прорзи- и ректирадиатная	0,36	<i>C. emeliantzevi</i> Voronetz
<i>C. tolype</i>								
<i>C. sublaeve</i>				Тройные ребра	Вставные ребра		0,4	
<i>C. "durum"</i>								
<i>C. bryocostilatum</i>				0,55	<i>C. bjegitschevi</i> Bodylevsky			
<i>C. schumarovi</i>								
<i>C. pseudogrande</i>								

Возможным продолжением данной филолинии может быть род *Pavloviceras* Bueckman, представители которого распространены в пограничных горизонтах келловее -

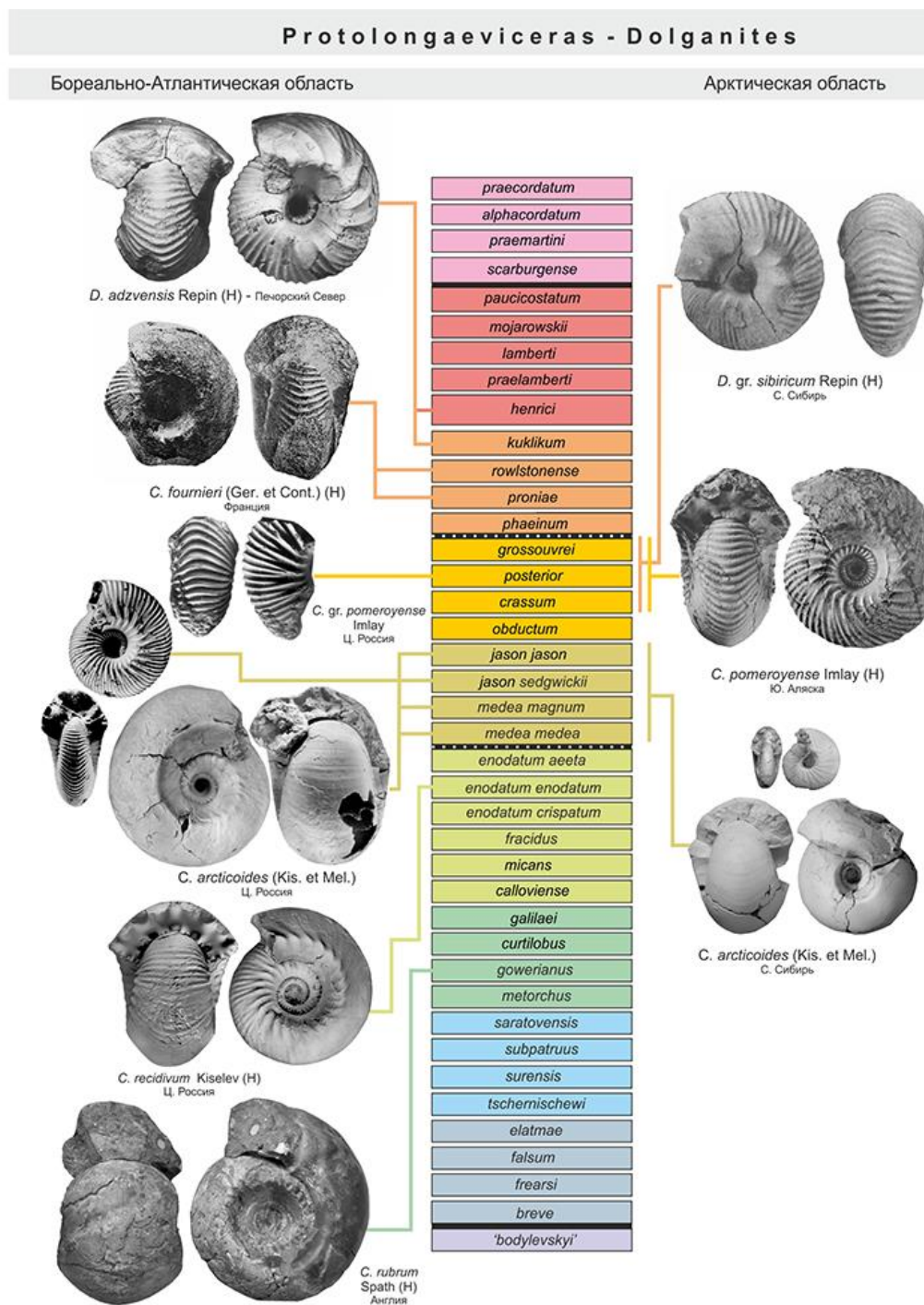
оксфорда, зонах Lambertii и Mariae. Морфотип, свойственный этому роду, лучше всего выражен у крупных экземпляров *Pavloiceras pavlowi* (Douv.) из Рязанской юры (Никитино), один из которых был изображен Р. Дувийе (Douville, 1912, fig. 80-82). На архаичность морфологии этого вида впервые обратила внимание Н. Смородина (1926), на основании чего она предположила филогенетическую преемственность павловицерасов от нижнекелловейских кадоцератин через неизвестные среднекелловейские промежуточные формы. Тем не менее, своеобразие этой группы настолько высоко, что достоверно определить ее преемственность затруднительно. По этой причине С.В. Меледина (1977) предположила, что род *Pavloiceras* заслуживает выделения в отдельное подсемейство.

### ***Филолиния Cadoceras (Protolongaeviceras) – Dolganites (рис. 1.6.21)***

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

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

индекс апоморфности заметно выше, чем у синхронных им *C. pomeroyense* и *C. fourneri*. Это свидетельствует о том, что данные виды принадлежат другой филолии (*Longaeviceras*) (рис. 1.6.25).



**Рис. 1.6.21.** Последовательность видов келловейских кадоцератин филолии *Cadoceras* (*Protolongaeviceras*) - *Dolganites* Бореально-Атлантической и Арктической областей. Стратиграфическая шкала представлена последовательностью биогоризонтов. Биогоризонты, принадлежащие различным зонам, обозначены различной заливкой.

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

Позднекелловейские виды этой филолинии отличаются от ранне- и среднекелловейских различным стилем морфогенеза умбилика – нисходящим U%-трендом, который также свойствен филолинии *C. (Eichwaldiceras)* (рис. 1.6.18). Насколько это сходство отражает филогенетическую близость - определить затруднительно, однако этот признак является существенным отличием от синхроничных им *Longaeviceras*.

Таблица 1.6.9. Основные характеристики филолинии *C.(Protolongaeviceras) – Dolganites*. ИА – индекс апоморфности; ВО – взрослые обороты; СВО – стадия высоких оборотов; СО – средние обороты; гН – относительная высота оборотов; U% - относительный диаметр умбилика. Серой заливкой показаны плезиоморфные признаки.

филофаза		Морфологический тренд					Морфогенетический U%-тренд		ИА
		скульптура					восходящий	нисходящий	
<i>C. gr. rubrum</i>	<i>Paracad.</i>	Заострение вентера	Буллы и буллоиды	Простые ребра	Двойные ребра	Прорзиррадиатные ребра	+		0,2
<i>C.(Pr.) arcticoides</i>	<i>Protolongaeviceras</i>			Тройные ребра			Вставные ребра	Резко прорзиррадиатные ребра	+
<i>C.(Pr.) pomeroiyense</i>						+			1
<i>C.(Pr.) fourneri</i>						+			1
<i>Dolganites</i>						+			1,6

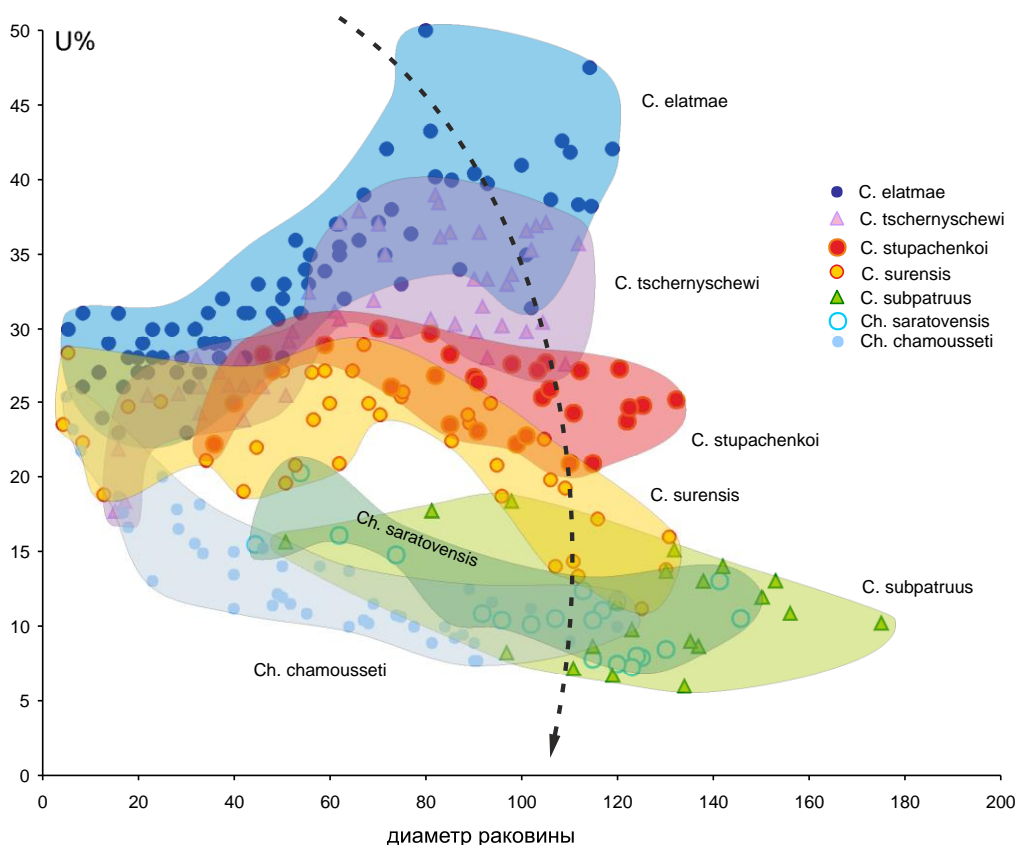
### «Апоморфные» филогенетические линии

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. Плезиоморфные признаки развиты слабо и присутствуют только у ранних представителей данной группы. Представители этих филолиний являются надежными стратиграфическими маркерами отдельных интервалов нижнего, среднего и верхнего келловоя, тем не менее, неправильная диагностика относящихся к

ним видов видов может привести к омоложению возраста на зональном уровне, реже в масштабе подъяруса.

### **Филолиния *Cadoceras (Paracadoceras) - Cadochamousetia - Chamousetia***

Последовательность кадоцератин, образующих данную филолинию представляет первый в келловее ряд развития высокоапomorphicного оксиконического морфотипа из кадиконического. Она была намечена в общих чертах Н.Смородиной (1926), Н.Т. Сазоновым (1957) и впоследствии хорошо исследована В.В. Митта (Mitta, 1998; Митта, Стародубцева, 1998; Митта, 2000) и Д.Б. Гуляевым (1999; 2001). Основное звено филогенеза – постепенная инволютизация раковины, сначала на поздних оборотах (фаза *Cad. tchernischewi*), потом на средних (фаза *Cad. surensis*), и в конце на ранних оборотах (фаза *Cad. subpatruus - Chamousetia*) (рис. 1.6.22). Общий ход филогенеза этой группы (*C. (Paracadoceras) – Cadochamousetia – Chamousetia*) одинаково описан разными исследователями, разногласия касаются лишь количества эволюционных звеньев и номенклатуры отдельных видов в работах Митта и Гуляева.



**Рис. 1.6.22.** Сравнительный морфогенез видов филолинии *Cadoceras (Paracadoceras) --- Chamousetia* по относительному диаметру умбилика (U). В качестве морфогенетического хронометра использован диаметр раковины. Направление филогенеза показано стрелкой.

Основное направление развития данной филолинии - постепенное увеличение высоты оборотов на средних и поздних стадиях развития и смена восходящего U%- тренда,

свойственного *C. (Paracadoceras)* на нисходящий, характерного для *Chamoussetia* (рис. 1.6.22). Промежуточными характеристиками обладает род *Cadochamoussetia*.

Таблица 1.6.10. Характеристика морфогенетических тенденций в эволюции филонии *Cadoceras (Paracadoceras) - Cadochamoussetia - Chamoussetia*. СВО – стадия высоких оборотов; ВС – взрослая стадия; гН – относительная высота оборотов; U% - относительный диаметр умбилика.

филофаза	повышение гН	U%		U%-тренд	
		понижение	восходящий	промежуточный	нисходящий
<i>C. elatmae</i>			+		
<i>Cad. tschernischewi</i>	на СВО	на ВС	+	на ВС	
<i>Cad. stupachenkoi</i>	+	на ВС		+	
<i>Cad. surensis</i>	+	на ВС		+	на ВС
<i>Cad. subpatruus</i>	+	+			+
<i>Ch. saratovensis</i>	+	+			+
<i>Ch. chamousseti</i>	+	+			+

Таблица 1.6.11. Основные характеристики филонии *Cadoceras (Paracadoceras) - Cadochamoussetia - Chamoussetia*. ИА – индекс апоморфности; ВО – взрослые обороты; СВО – стадия высоких оборотов; СО – средние обороты; гН – относительная высота оборотов; U% - относительный диаметр умбилика. Серой заливкой показаны плезиоморфные признаки.

филофаза	Морфологический тренд			ИА	Морфогенетический тренд			Разрезы, где прослеживаются настоящая и ранняя филофаза
	U	вентер	скульптура		Дин. U%	Длительность СВО	Максимальное гН на СВО	
<i>C. elatmae</i>			буллы	0,07	Градуальный тип	1	1,06	Просек-Исады
<i>Cad. tschernischewi</i>	Повышение инволютности	округлый	Буллоиды	0,16		Переходный тип		
<i>Cad. surensis</i>				Приостренный			0,55	6
<i>Cad. subpatruus</i>					1,5			
<i>Ch. saratovensis</i>		Чилиеватый	Вентральные бугорки на ВО		1,66			
<i>Ch. chamousseti</i>	киль				2,75	Сальтативный тип	11	1,6

1. Первое отличие относится к последовательности видов между *C. (Paracadoceras)* и *Cadochamoussetia*. В модели Гуляева это переход обозначен тремя видами *C. (P.) elatmae* (Nik.) – *Cad. tschernischewi* (Sok.) и *Cad. surensis* (Nik.). В системе Митта между вторым и третьим видов вклинивается дополнительный вид *Cad. stupachenkoi* (Mitta), описанный из нижнего келловея бассейна р. Унжи, в первую очередь разреза у г. Макарьев, откуда происходит голотип вида. По мнению Гуляева (2005; 2009; 2016) этот вид является младшим синонимом *Cad. tschernischewi*, т.е. невалидным. Основанием для этого послужило большое морфологическое сходство этих видов по выборкам из

топотипических районов (Макарьев [Унжа] и Трусово [Цильма]). Дополнительным доводом является отсутствие последовательности кадошамузеттий в макарьевском разрезе, которое было бы неоспоримым доказательством смены указанных видов. При этом, в разрезе Трусово все типовые экземпляры *Cad. tschernischewi* происходят из единственного конкреционного горизонта, что исключает присутствие в типовом материале разновозрастных видов.

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

Морфометрическое изучение всех видов рассматриваемой филолинии по ведущему морфологическому признаку U% показало, что выборка макарьевских экземпляров характеризуется ярко выраженным собственным трендом морфогенеза и статистически отличается от популяций других регионов (рис. 1.6.22). Поэтому, не исключено, что *C. stupachenkoi* может быть самостоятельным видом или подвидом. Полученный результат нуждается в подтверждении данными о стратиграфической обособленности этого вида от биогоризонта *tschernyschewi*.

2. Второе отличие филогенетических моделей В.В. Митта и Д.Б. Гуляева состоит в количестве переходных видов между *Cadochamousetia* и *Chamousetia* и их номенклатуре. Наибольшие разногласия вызывает форма, которая первоначально получила наименование *Chamousetia saratovensis* (Callomon, Wright, 1989, p. 812) по экземпляру, изображенному Н.Т. Сазоновым (1965, т. 9, ф. 1, голотип). Это название первое время было принято российскими авторами для вида в составе рода *Chamousetia* (Митта, Стародубцева, 1998; Гуляев, 1999; 2001) или *Cadochamousetia* (Mitta, 1999). Впоследствии, это название заменено Митта на *Chamousetia chamouseti stuckenbergii* (Lahusen, 1875) (Митта, 2000, т. 43, ф. 1, лектотип). Гуляев также пересмотрел номенклатуру этого вида, при этом часть экземпляров, изображенных ранее под названием *saratovensis*, отнёс к новому, выделенному, но не описанному по правилам МКЗН, виду *Cadochamousetia uzhovkensis* (Гуляев, 2005, с. 66), а другую часть к *Chamousetia croblyoides* (Quenstedt, 1887). Оба

последних вида, по Гуляеву, имеют различный стратиграфический возраст и относятся к соседним биогоризонтам. При этом название *Ch. stuckenbergii* он считает невалидным, поскольку рассматривает его как младший синоним *Ch. chamousseti* (Orb.). Изучение им разрезов в устье р. Ижмы, откуда происходят типы *Ch. stuckenbergii*, показало, что коренной разрез келловея в здесь отсутствует, а находки шамузеттий происходят только из эрратики. Ближайшим разрезом келловея, содержащим те же самые аммониты с той же сохранностью, что и экземпляры Штукенберга, может быть разрез на р. Цильма у д. Трусово, где в осыпи найдены лишь экземпляры *Ch. chamousseti* (Гуляев, Ипполитов, 2016). Соответственно типы *Ch. stuckenbergii* из низов зоны Koenigi и кадошамузеттии из верхов зоны Subpatruus должны рассматриваться как различные виды.

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

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

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

Еще более запутывает рассматриваемый вопрос использование в качестве вида-индекса Гуляевым вида *Ch. crobyloides*, поскольку к нему он относит голотип *Ch. saratovensis* и часть экземпляров *Ch. stuckenbergii* (не из типовой серии) из работы Митта (2000). Видимо, из-за сложности подобных номенклатурных соотношений Гуляев (2015) впоследствии вернулся к прежнему названию *saratovensis*. В той же работе он



предположил, что старшим синонимом данного вида может быть *Ch. recticostata* Parychev, 1977.

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

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

#### Филолиния *Cadoceras (Cadoceras)* - *C. (Rondiceras)* (рис. 1.6.23)

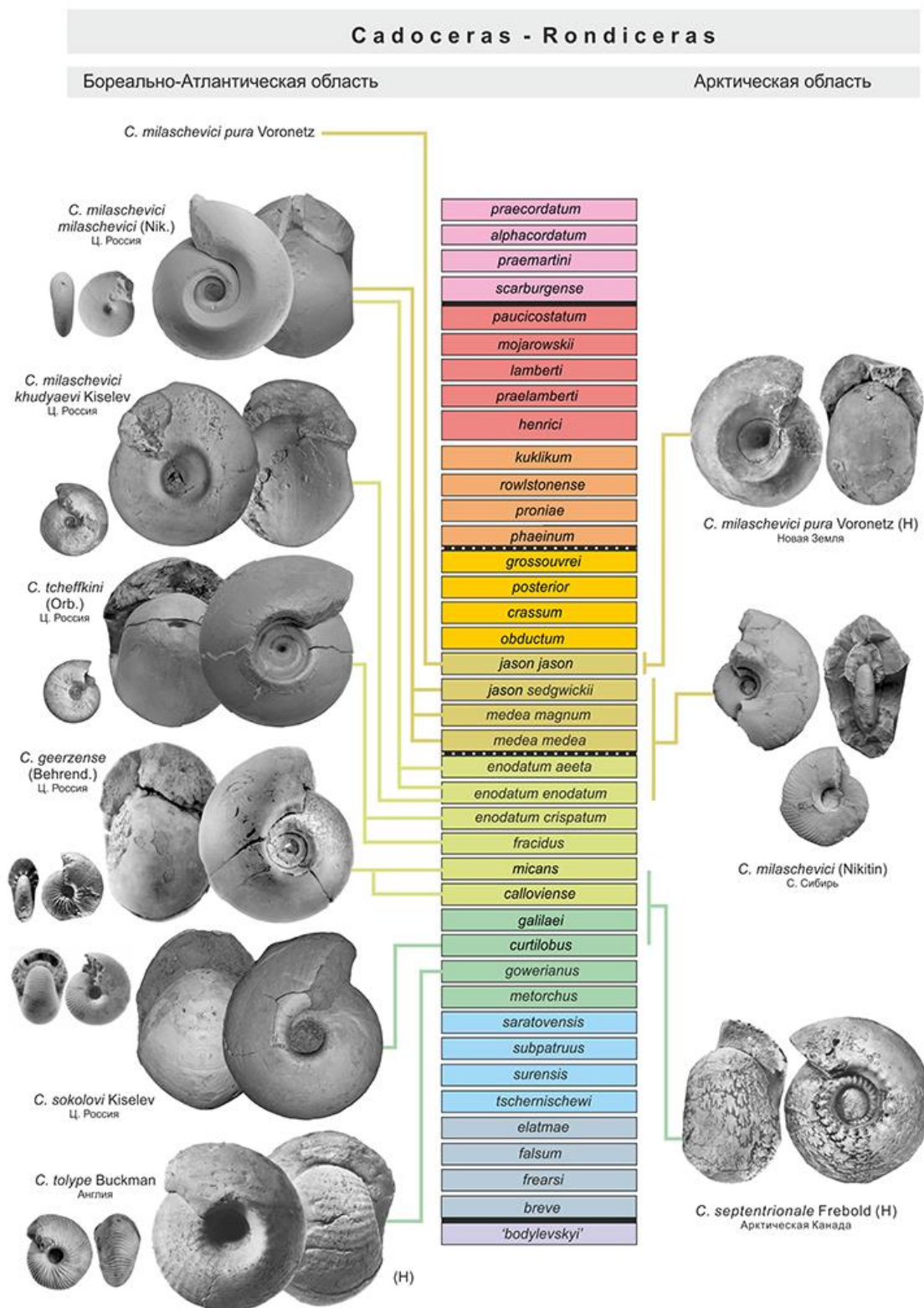
Эти кадоцератины характеризуются наиболее выраженными различиями между СВО и взрослой стадией морфогенеза (последними оборотами раковины). Кадиконическая стадия проявляется в формировании развитого кадикона или даже сферокона. На СВО раковина высокая вплоть до дискоконической или платиконической.

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

филофаза	Морфологический тренд			ИА	Морфогенетический тренд			викариат	
					Дин. U%	Длительность СВО	Максимальное гН на СВО		
<i>C. bellabimba</i>	инволютность	ребристость	Буллоиды	Расширение угла пупковой воронки	0,36	Сальтативный тип	1,4	C. emeliantzevi Voronetz	
<i>C. tolype</i>			Ступенчатая пупковая воронка						1,09
<i>C. sokolovi</i>									1,1
<i>C. geerzense</i>	Рондичесерас	Нет ребер	Гладкая пупковая воронка	1	1,33	3	1,22	C. wosnessenskii (Grewingk)	
<i>C. tscheffkini</i>							Ступенчатая пупковая воронка	1,54	
<i>C. milashevici khudyaevi</i>			Гладкая пупковая воронка						C. voronetsae Frebold
<i>C. milashevici milashevici</i>									
<i>C. milashevici pura</i>									

Филогенетическое развитие в этой группе происходит в двух направлениях:

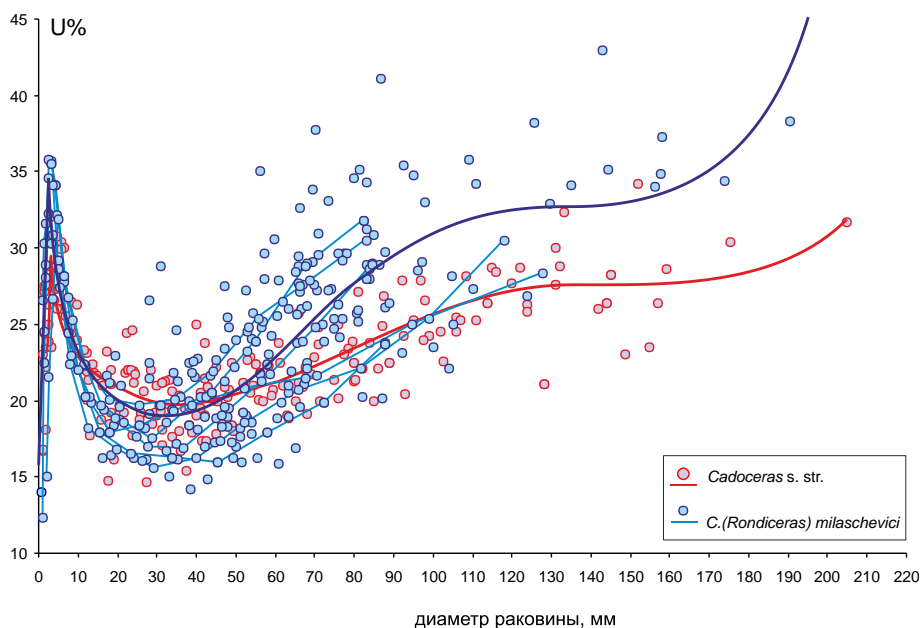
1. Апоморфные признаки, характерные для кадоцератин в целом, формируются только на средних оборотах, в первую очередь на стадии СВО.



**Рис. 1.6.23.** Последовательность келловейских видов кадоцератин филонии *Cadoceras - Rondiceras* Бореально-Атлантической и Арктической областей. Стратиграфическая шкала представлена последовательностью биогоризнтов. Биогоризнты, принадлежащие различным зонам, обозначены различной заливкой.

2. Постепенное сглаживание и редукция скульптуры. Это приводит к полному исчезновению ребер у терминального вида этой филолии *C. (R.) milashevici* уже в конце раннего келловея (гемера *enodatum enodatum*).

3. К апоморфным признакам, присущим подроду, наряду со сглаженным морфотипом, также относится и форма пупковой воронки на стадии кадикона. У базальных видов умбилик глубокий, ступенчатый, у терминального подвида *C. (R.) milashevici pura* - воронковидный гладкий. Таким образом, эволюция группы также шла по пути расширения и сглаживания пупковой воронки (Киселев, 2013).



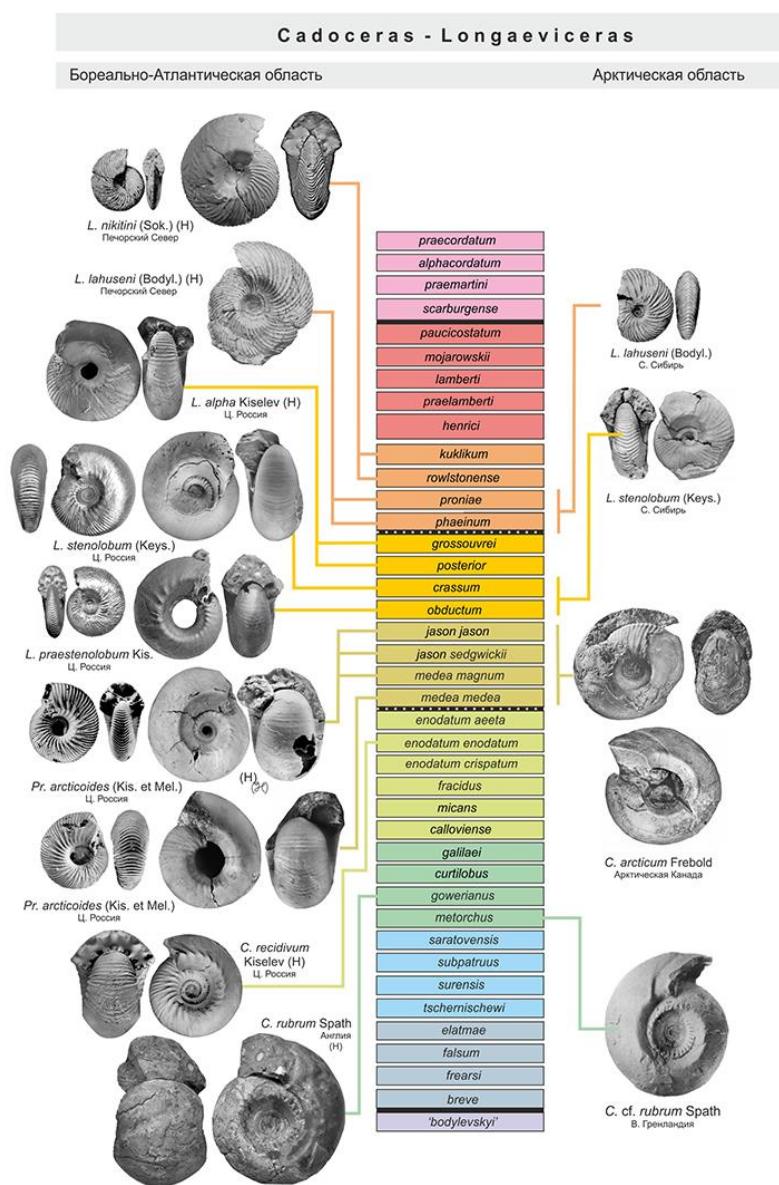
**Рис. 1.6.24.** Сравнительный морфогенез *Cadoceras (Rondiceras)* и *Cadoceras s. str.* по относительному диаметру умбилика (U). В качестве морфогенетического хронометра использован диаметр раковины.

Развитие рондицерасового морфотипа с полностью гладкой раковиной происходит постепенно на протяжении фаз Koenigi и Calloviense, поэтому проведение границы между подкладами *Cadoceras s. str.* и *C. (Rondiceras)* представляет аналитическую проблему. Понимание сущности и объема обоих таксонов во многом зависит от модели филогенеза, которую использует исследователь (см. выше). В этой связи объем *C. (Rondiceras)* можно рассматривать, используя границы филолии, в данном случае интервал *C. sokolovi* - *C. milashevici* (Митта, 2000; Гуляев, 2005). С другой стороны, границы подклада можно определять по выраженной морфологической дискретности входящих в него видов. Морфологический подход в диагностике рондицерасов позволяет ограничиться лишь признаками вида-индекса *C. milashevici*, который обладает уникальной особенностью среди всех кадоцератин – почти полностью гладкой раковиной. Также *C. milashevici* существенно отличается от всех предшествующих видов данной филолии наибольшей сальтатизацией морфогенеза раковины: заметным расширением умбилика на средних и

взрослых оборотах и инволютностью раковины на стадии высоких оборотов (рис. 1.6.24). Соответственно, подрод *C.* (*Rondiceras*) должен быть монотипический (Киселев, 2001), а все предшествующие члены филогении должны быть отнесены к *Cadoceras* s. str.

### Филология *C.* (*Protolongaeviceras*) - *Longaeviceras* - *Lamberticeras* (рис. 1.6.25)

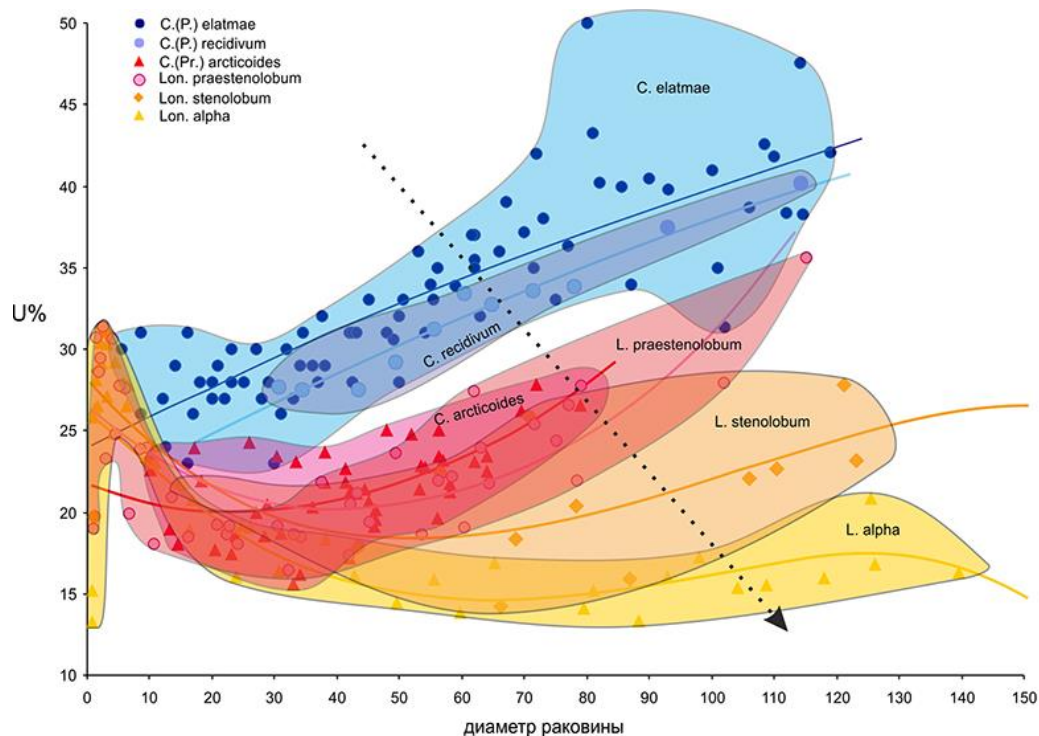
В данной филогении наиболее ярко среди кадоцератин проявлен процесс превращения кадиконического морфотипа в дисконический и, затем, в осиконический. Это единственная филема макроконховых кадоцератин, которая продолжается в оксфорде и дает начало подсемейству *Cardioceratinae*. На протяжении келловея в данной филогении индекс апоморфности увеличивается, как минимум, в 30 раз, а с учетом первых *Cardioceras* - более чем в 60 раз.



**Рис. 1.6.25.** Последовательность видов келловейских кадоцератин филогении *Cadoceras* - *Longaeviceras* Бореально-Атлантической и Арктической областей. Стратиграфическая шкала представлена последовательностью биогоризонтов. Биогоризонты, принадлежащие различным зонам, обозначены различной заливкой.

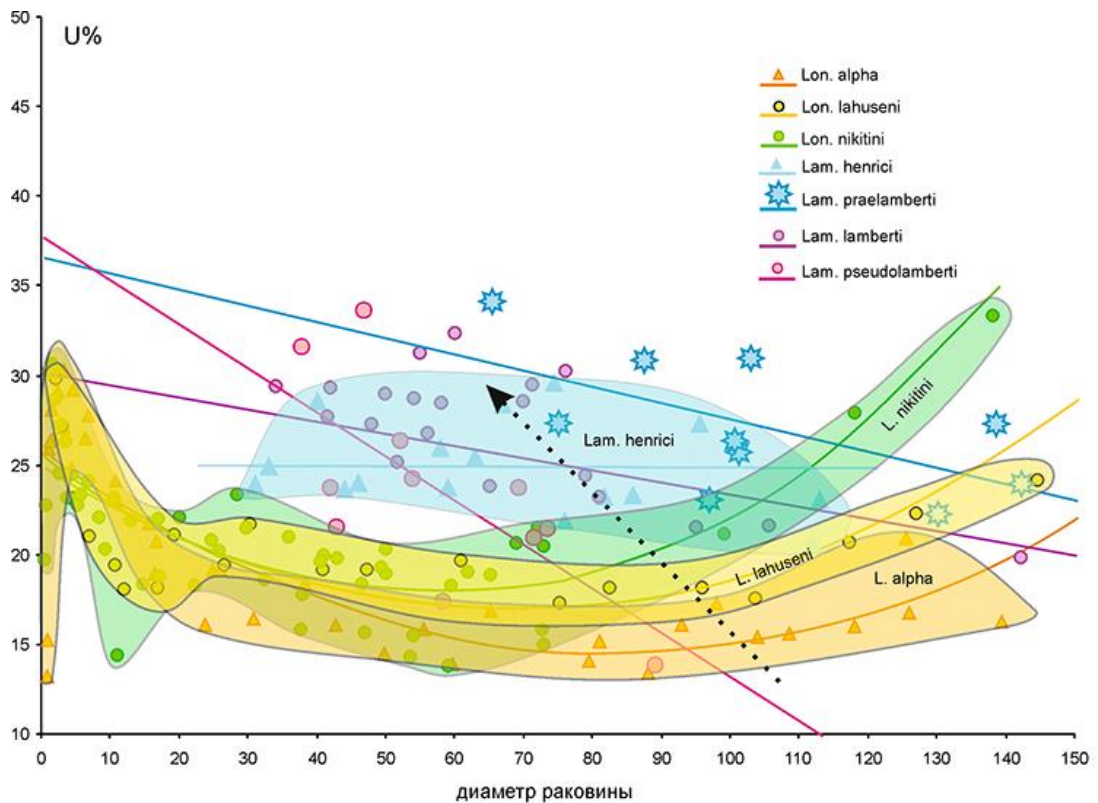


В раннем келловее зарождение филогении происходит в пределах подрода *C.* (*Paracadoceras*), которые в фазе Calloviense завершают паракадоцерасовую последовательность видами *C. (P.) rubrum* Spath (фаза Koenigi) и *C. (P.) recidivum* Kiselev (фаза Calloviense). У последнего вида происходит крайне незначительное увеличение высоты средних оборотов и уменьшение диаметра умбилика на средних и взрослых оборотах даже по сравнению с *C.(P.) elatmae* (Nik.), но в целом общий морфогенетический тренд сохраняет паракадоцерасовый вид (рис. 1.6.17).



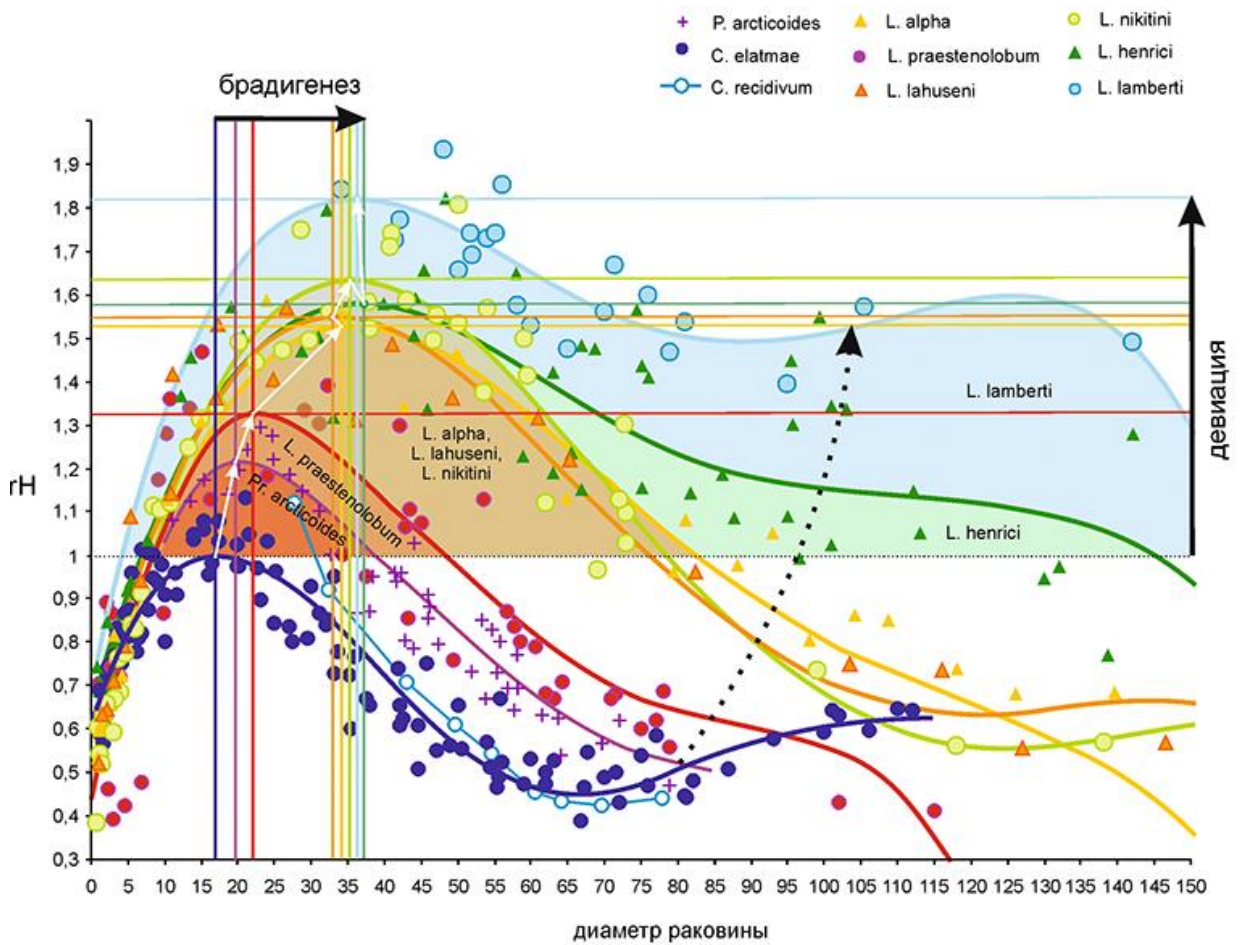
**Рис. 1.6.26а.** Сравнительный морфогенез видов филогении *Cadoceras* (*Paracadoceras*) - *C. (Protolongaeviceras)* - *Longaeviceras* по относительному диаметру умбилика (U). В качестве морфогенетического хронометра использован диаметр раковины. Направление филогенеза показано стрелкой. Морфогенетические ареалы показаны заливкой

Вся последующая эволюция филогении продолжается по пути увеличения высоты оборотов на большей части морфогенеза и изменение диаметра умбилика на взрослых оборотах (рис. 1.6.26а,б; 1.6.27). В среднем келловее в том же направлении продолжает развиваться подрод *C.(Protolongaeviceras)*. Его базальный вид *P. arcticoides* (фаза Jason) незначительно изменяет параметры формы раковины по сравнению с *C. (P.) recidivum* и дает начало постепенного преобразования раковины в двух направлениях *C.(Protolongaeviceras)* и *Longaeviceras*. В последнем случае наращивание апоморфных признаков и утеря плезиоморфных идет более активными темпами, что характеризует основную линию эволюции кардиоцератид.



**Рис. 1.6.266.** Сравнительный морфогенез видов филолинии *Longaeviceras* - *Lamberticeras* по относительному диаметру умбилика (U). В качестве морфогенетического хронометра использован диаметр раковины. Направление филогенеза показано стрелкой. Морфогенетические ареалы показаны заливкой.

*P. arcticoides* является базальным видом для всего подсемейства Quenstedtoceratinae Meledina, которое включает три рода *C.(Protolongaeviceras)*, *Longaeviceras* и *Lamberticeras*. Развитие первого шло с сохранением плезиоморфных признаков и было рассмотрено ранее, а два других рода эволюционировали путем прогрессирующего повышения поперечного сечения оборотов и инволютизации раковины на протяжении большей части морфогенеза. Первые лонгаевицерасы (гемера *obductum* - *praestenolobum*) мало отличаются от протолонгаевицерасов по общему ходу морфогенеза. Но в гемере *crassum* происходит ускоренное развитие дисконического морфотипа, который будет характерен для всех остальных лонгаевицерасов - *L. stenolobum*, *L. alpha* и *L. nikitini*. Этот скачок в развитии характеризуется повышением индекса апоморфности в фазе *Obductum*, после чего развитие стабилизируется в фазе *Grossouveti* и таким же образом продолжается в фазе *Athleta*. Рост индекса апоморфности происходит, в основном, за счет изменения высоты оборота, в то время как диаметр умбилика меняется в разных направлениях. Общая инволютизация раковины, начинающаяся с *C.(Paracadoceras)*, заканчивается на филостадии *L. alpha* (рис. 1.6.26а), после которой начинается обратная тенденция -



**Рис. 1.6.27.** Сравнительный морфогенез видов филогении *Cadoceras (Paracadoceras) - Longaeviceras - Lamberticeras* по относительной высоте оборота (rH). В качестве морфогенетического хронометра использован диаметр раковины. Направления филогенеза и гетерохронных сдвигов показаны стрелками.

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

филофаза	повышение rH	U%		U%-тренд		
		понижение	повышение	восходящий	промежуточный	нисходящий
<i>C. elatmae</i>				+		
<i>C. rubrum - recidivum</i>	на СВО	+		+		
<i>C.(Pr.) arcticoides</i>	+	+		+		
<i>L. praestenolobum</i>	+	+		+		
<i>L. stenolobum</i>	+	+		+		
<i>L. alpha</i>	+	+			+	
<i>L. lahuseni</i>	+		на ВС	+		
<i>L. gr. nikitini</i>	+		на ВС	+		
<i>Lam. henrici</i>	+		+		+	
<i>Lam. praelamberti</i>	+		+			+
<i>Lam. lamberti</i>	+	+				+
<i>Lam. pseudolamberti</i>	+	на ВС				+

расширение умбилика и смена морфогенетического U%-тренда с восходящего на нисходящий. Этот переход происходит в фазе Athleta. У *L. lahuseni* и *L. nikitini* восходящий U%-тренд еще сохраняется, но происходит расширение умбилика на взрослых оборотах. У *Lamberticeras* умбилик расширяется и на средних оборотах, при этом U%-тренд становится нисходящим, первоначально незначительно (у *Lam. henrici*), а в конце резко (у *Lam. pseudolamberti*). У последнего вида начинается обратная тенденция сужения умбилика, которая затем усиливается в оксфорде у *Cardioceras*.

Таблица 1.6.16. Основные характеристики филолинии *Cadoceras* - *C.(Protolongaeviceras)* - *Longaeviceras* – *Lamberticeras*. СВО – стадия высоких оборотов; СО – средние обороты; гН – относительная высота оборотов; U% - относительный диаметр умбилика. Серой заливкой показаны плезиоморфные признаки.

филофаза	Морфологический тренд				ИА	Морфогенетический тренд			Разрезы, где прослеживается филофаза	викариат																							
						Длин. U%	Длительность СВО	Максимальное гН на СВО																									
<i>C. rubrum</i>	<i>Paracasad.</i>	повышение инволютности	Расширение угла пупковой воронки	Буллоиды	Простые ребра СО	Двойные ребра СО	0,07			С. subtenuicostatum Voronetz																							
<i>Pr. arcticoides</i>	<i>Protolon.</i>										повышение инволютности	Расширение угла пупковой воронки	Буллоиды	Простые ребра СО	0,55	1,4	1,09	С. arcticum Freb.															
<i>L. praestenolobum</i>	<i>Longaeviceras</i>	повышение инволютности	Расширение угла пупковой воронки	Буллоиды	Простые ребра СО														Застрежение венгера СО	Сальтативный тип													
<i>L. stenolobum</i>																							0,55	3	1,54	Адьзья							
<i>L. alpha</i>																							0,75				Вотча						
<i>L. lahuseni</i>																							1,33					Вотча, Бурдово					
<i>L. gr. nikitini</i>	1,5																						Адьзья										
<i>Lam. messiaeni</i>	<i>Lamberticeras</i>																							повышение эволютности СО	Тройные ребра СО	Тройные ребра СО	Простые ребра СО	Клеватость	тип <i>Quaeziceras</i>	1,4	1,82	Q. adzavomense Repin	
<i>Lam. henrici</i>																							1,8										Михайлов, Дубки
<i>Lam. praelamberti</i>																							2,4										
<i>Lam. lamberti</i>						3																											
<i>Lam. pseudolamberti</i>	6,5																																
					4-ветв. ребра СО					Q. collieri Reeside																							

В фазе *Lamberti* возникает новый скачок апоморфного развития, что приводит к появлению *Lamberticeras*. При переходе к *Longaeviceras* от *Lamberticeras* происходит снижение дифференцированности ребер у ранних *Lamberticeras*. Такая скульптура является более плезиоморфной. Ее появление можно объяснить через концепцию педоморфоза, в соответствии с которой скульптура, более свойственная ранним оборотам *Longaeviceras*, стала характерна для средних оборотов *Lamberticeras* через замедление развития (брадигенез). Начальный этап формирования рода *Lamberticeras*, который связан с появлением базального вида *Lam. messiaeni* (Marchand et Raynaud), характеризуется достаточно резким изменением в морфологии, что можно объяснить происхождением



этого вида за счет прогенеза (Marchand, 1986). Вероятно, пedomорфным следует считать у *Lamberticeras* также расширение умбилика и формирование нисходящего U%-тренда.

### ***Филолиния Cadoceras (Cadoceras) – Funiferites***

Аммониты рода *Funiferites* появляются в зоне *Athleta* внезапно, без всякой видимой непосредственной связи с близкими таксонами, и так же внезапно исчезают в той же зоне (Callomon, Wright, 1989). Существует несколько точек зрения на происхождение этой группы. Ряд исследователей связывают ее с *Chamoussetia* (Douville, 1912; Callomon, Wright, 1989; Репин, 2002), хотя и не могут указать переходных форм в разделяющем группы стратиграфическом интервале, кардиоцератиды которого почти повсеместно хорошо изучены. По мнению В.В. Митта (2000) аммониты группы “*Ammonites*” *funiferus* могут происходить от *Rondiceras stenolobum* (Keys.) emend Nikitin, распространенного в низах зоны *Coronatum* среднего келловя. Однако между данным видом (в данной работе он он относится к роду *Longaeviceras*) и аммонитами близкими к *F. funiferus* наблюдается существенная разница в форме последних оборотов – значительно более широких, не килеватых и обладающих округлым вентером. Этот признак сохраняется и у более поздних *Longaeviceras*, встречающихся совместно с “*Ammonites*” *patruus* и “*A.*” *funiferus*.

Д.Н. Киселев (1999) предположил, что терминальные представители группы “*Ammonites*” *funiferus* могут происходить от вида *Cadoceras allae* Kiselev. Эта точка зрения была подтверждена детальным изучением разрезов среднего и верхнего келловя Рязанской обл., наиболее полные из которых вскрыты карьерами вблизи г. Михайлов. Здесь, в глинистой толще мощностью около 8-10 м прослежено развитие самостоятельной филетической линии, заканчивающейся видом *Funiferites funiferus* (рис. 1.6.28). В качестве исходной формы выступает *F. allae*, хроноподвиды которого распространены от верхов подзоны *Grossouvrei* до нижней части подзоны *Proniae*. В этом стратиграфическом интервале форма их раковины изменяется от кадиконической, через пахиконическую, до дискоконической. Эта тенденция прослеживается уже внутри вида *F. allae*, что позволило выделить хроноподвиды *F. allae* s.str. и *F. allae compressus* Kiselev. Следующий эволюционно преемственный вид *F. patruus*, распространенный в верхах подзоны *Proniae* и низах подзоны *Kuklikum*, обладает уже уплощенной дискоконической раковиной, переходной к оксиконической. Его несомненный потомок *F. funiferus* из верхов подзоны *Kuklikum*, имеет настоящую оксиконическую раковину с несколько отжатым килем на последнем обороте. Этот вид исчезает не оставляя потомков незадолго до конца подзоны

Кукликум. Преемственность наблюдается не только в направленном изменении формы раковины перечисленных видов, но и в характере скульптуры их внутренних оборотов.

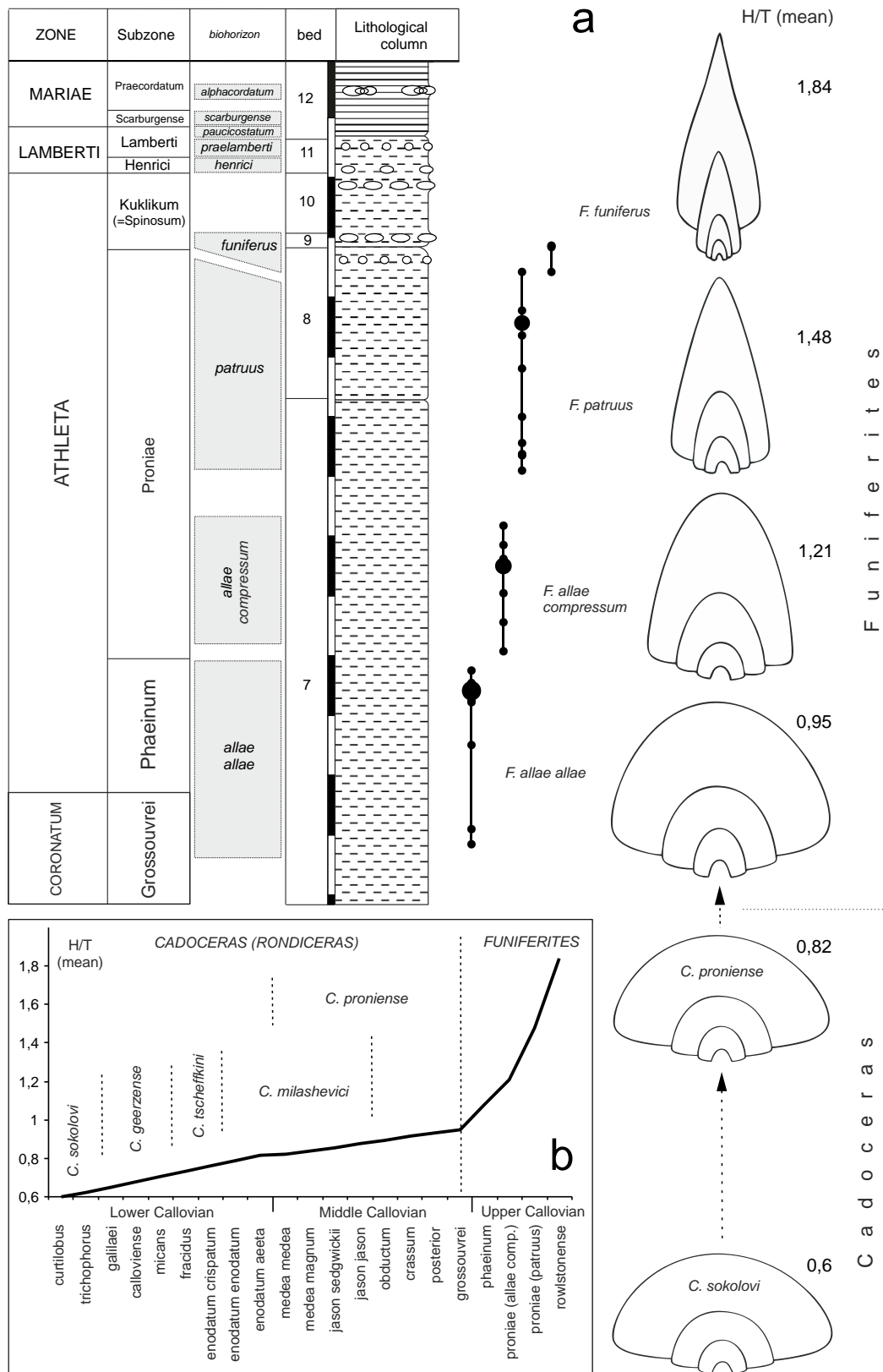
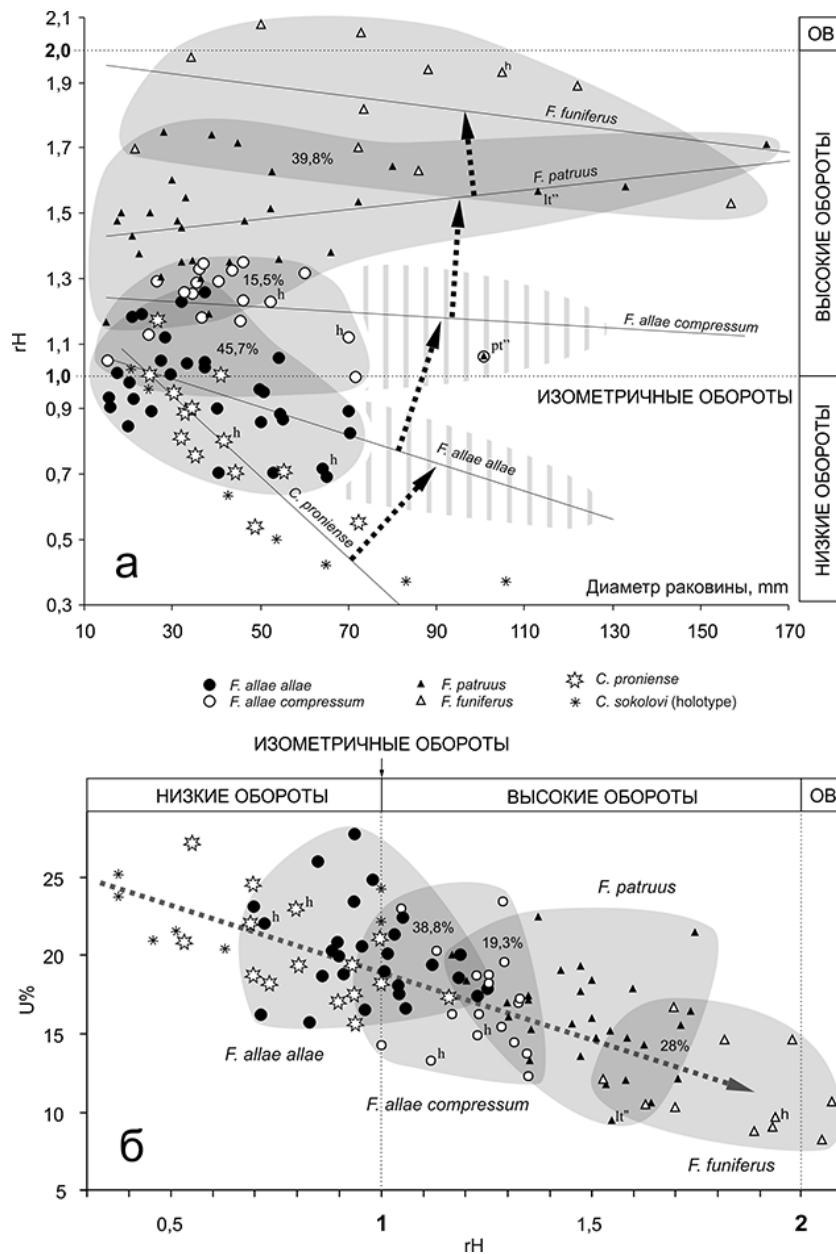


Рис. 1.6.28. Распределение видов и изменение пропорций поперечного сечения оборота у аммонитов филемы *Cadoceras – Funiferites*: а - в разрезе Михайловцемент I; б - в привязке к инфразональной шкале келловея. Н/Т (mean) – среднее значение показателя пропорций как отношение высоты оборота к ширине (из [Kiselev, Rogov, 2018]).

Основной тренд в эволюции *Funiferites* – постепенное боковое уплощение раковины на протяжении среднего и позднего келловея от *Funiferites allae allae* до *F. funiferus*. Это выражается в плавном изменении относительной высоты оборота (параметра rH) от широкого и изометрического до высокого и сверхвысокого (рис. 1.6.29a). При этом наблюдается значительная изменчивость этого признака, что приводит к существенному перекрытию морфологических полей соседних таксонов одной филемы, до 46% для подвидов и 15,5-40% для видов (рис. 1.6.29b). В морфогенезе относительная высота изменяется незначительно или совсем не меняется, в то время как в филогенезе она изменяется очень четко. Это видно как по смещению линии тренда каждого вида (рис. 1.6.29a), так и по изменению среднего значения Н/Т: 0,95 для *F. allae allae*; 1,21 для *F. allae compressus*; 1,48 для *F. patruus* и 1,84 для *F. funiferus* (рис. 1.6.28).



**Рис. 1.6.29.** Распределение видов и подвидов рода *Funiferites* и филогенетически предшествующих ему *Cadoceras* по параметрам формы раковины: а - по пропорциям поперечного сечения rH (относительная высота оборота) в отношении к диаметру раковины; б - по пропорциям поперечного сечения rH и относительного диаметра умбилика ( $U\%$ ). Серой заливкой обозначены морфологические поля *Funiferites* (только), цифры показывают значение относительной площади перекрытия между видами; линии тренда показаны сплошной линией, морфологические границы - пунктирной линией. Стрелками обозначены направления филогенеза. Сокращения: h - голотип; lt - лектотип, pt - паратип (двойной запятой отмечены типовые экземпляры с реконструированными значениями признаков по регрессионным формулам); ОВ - очень высокие обороты (из [Kiselev, Rogov, 2018]).

В филогенезе латеральное уплощение раковины сопровождается коррелятивно связанным уменьшением диаметра умбилика (**рис. 1.6.29b**). В среднем относительная высота оборота от вида к виду (и подвиду) на каждой филетической ступени (*F. allae allae*, *F. allae compressus*, *F. patruus* и *F. funiferus*) увеличивается в 1,24 раза, а диаметр умбилика уменьшается в 1,22 раза, что составляет близкую величину изменения признаков в филогенезе. Можно считать, что в эволюции *Funiferites* эти два параметра изменяются когерентно. В результате, эволюирующие параметры раковины изменяются от *F. allae allae* до *F. funiferus* примерно вдвое: Н/Т в 1,92 и U% в 1,78 раз.

Наиболее вероятным предком рода *Funiferites* и, соответственно, начального его звена *F. allae allae*, можно считать *Cadoceras proniense* Sasonov - вид, выделенный в разрезах среднего келловоя Рязанской области и широко распространенный в центральной части Европейской России. Голотип вида происходит из зоны *Coronatum* разреза у д. Никитино (Сазонов, 1965, табл. 14, фиг. 3), паратипы - частично из той же зоны и разреза (*ibid*, табл. 13, фиг. 3) и зоны *Jason* разреза у п. Елатьма (*ibid*, табл. 10, фиг. 4). Нами образцы этого вида найдены, в основном, в зоне *Jason* (**табл. 65, фиг. 5-7**). Этот вид стратиграфически предшествует ранним фуниферитесам и встречается вплоть до кровли подзоны *Obductum*. Морфологически он также очень близок к *F. allae allae* как по форме оборотов, так и по ребристости. Скульптура состоит из ректирадиатных ребер с коэффициентом ветвления 2,5-3, которые нередко синусоидально изогнуты, что характерно для большинства фуниферитесов. Поперечное сечение оборотов *C. proniense* в среднем шире, чем у *F. allae allae* и составляет 0,82 (**рис. 1.6.28**). Перекрытие морфологических полей обоих видов в среднем около 55%, что превышает относительное перекрытие морфологических полей между соседними звеньями филемы *Funiferites*. Это означает, что темпы морфологических изменений в эволюции рода резко ускоряются после стадии *F. allae allae*, что свидетельствует о смене тенденции морфологических изменений при эволюционном переходе *Cadoceras* в *Funiferites*.

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

Наиболее вероятно происхождение *Cadoceras proniense* от группы среднерусских кадоцератин, составляющих филему *Cadoceras (Rondiceras)*, представители которой

широко распространены в нижнем и среднем келловее Европейской России. Базальный член этой группы - *Cadoceras sokolovi* Kiselev на средних оборотах обладает морфотипом, вполне сравнимым с таковым *C. proniense*, в том числе и ректирадиатной ребристостью. При этом поперечное сечение оборотов *C. sokolovi* заметно ниже ( $Wh/Wb$  [mean] = 0,6). Общий тренд филогенетических изменений у *Cadoceras (Rondiceras)* – постепенное повышение поперечного сечения взрослых оборотов. Вероятно, этот процесс шел параллельно в разных группах этой филемы, и одна из них дала начало *Funiferites*. Уплотнение раковины в этой группе происходит с большей скоростью, нежели у предковых *Cadoceras* (рис. 1.6.28b), что позволяет уверенно проводить демаркацию между этими родами по появлению *F. allae*.

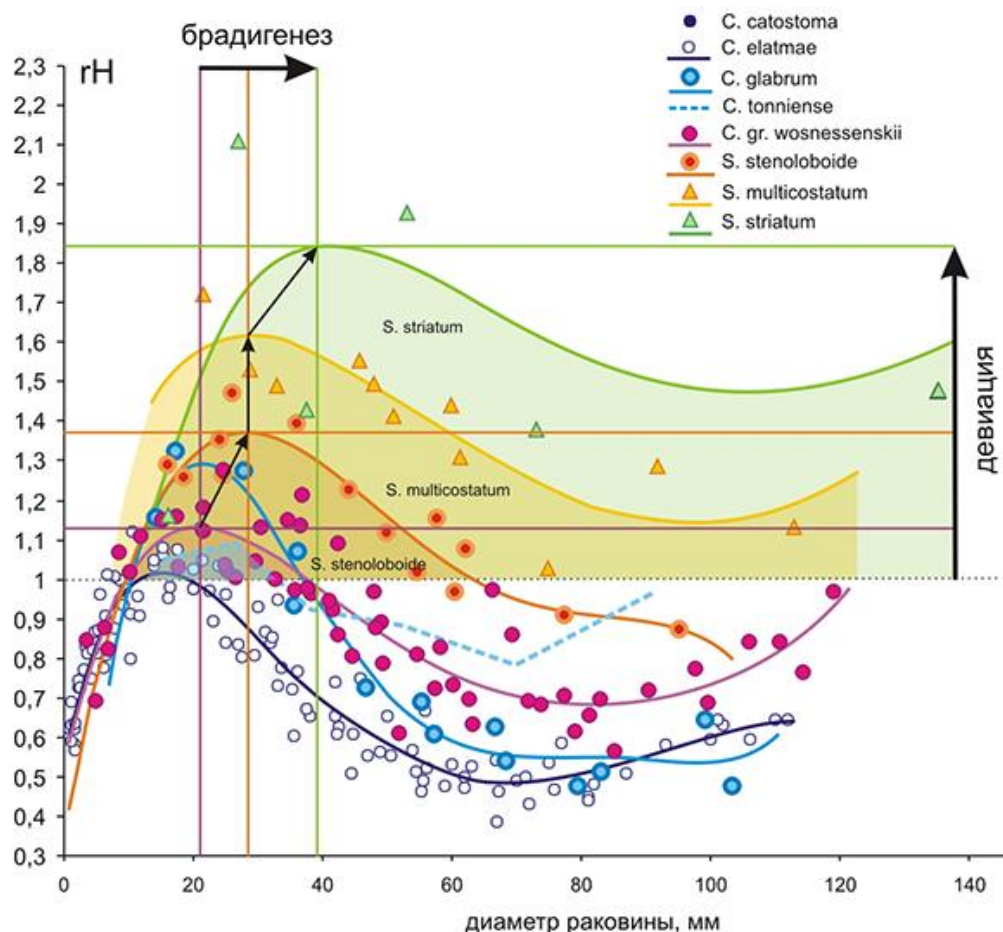
Таблица 1.6.16. Основные характеристики филолинии *Cadoceras (Cadoceras) – Funiferites*. СВО – стадия высоких оборотов; СО – средние обороты; гН – относительная высота оборотов; U% – относительный диаметр умбилика. Серой заливкой показаны плезиоморфные признаки.

филофаза	Морфологический тренд				ИА	Морфогенетический тренд			Разрезы, где прослеживаются филофазы	викариат			
	U	вентер	скульптура			Длин. U%	Длительность СВО	Максимальное гН на СВО					
<i>C. bellabimba</i>	Cadoceras s. str.	округлый	Бульбиды	Ректирадиатная	Проризирадиатная	Сальвативный тип			Унжа	C. emeliantzevi Voronetz			
<i>C. tolype</i>											0,36	3	1,09
<i>C. sokolovi</i>											0,55		
<i>C. proniense</i>													
<i>C. wosnessenskii</i>													
<i>F. allae allae</i>	Funiferites	приостренный	Килеватый	Синусоидальная				Михайлов					
<i>F. allae compressum</i>										инволюционность	0,75		
<i>F. patruus</i>										1			
<i>F. funiferus</i>										киль	2,5		
						3,66	12	2,18					

### Филолиния *C. (Protostenocadoceras) – Stenocadoceras*

Исключительно арктическая филолиния, характерная, в основном, для Южной Аляски, Северной Канады и Британской Колумбии. Здесь в келловее находился центр разнообразия специфических кадоцератин, описанных в работах Р. Имлея (Imlay, 1948; 1955; 1953a,b; 1962; 1975) и других авторов (Arthur et al., 1993; Hall, Poulton, 2019). Как было показано выше, кадоцератины в Арктике развивались почти независимо, начиная в раннем келловее с подрода *C. (Paracadoceras)*, и формируют провинциальные филолинии в различных регионах Панбореальной надобласти. На территории Южной Аляски группа развивалась параллельно с бореально-атлантическими филолиниями в раннем келловее от

нескольких видов *C. (Paracadoceras)*, близких к *C. glabrum* Imlay и *C. harveyi* Crickmay, и заканчивая в среднем келловее родом *Stenocadoceras* - группой с высокоапomorphicным дискоконическим морфотипом, во многом напоминающей *Longaeviceras*. Развитие этой филологии характеризуется следующими особенностями:

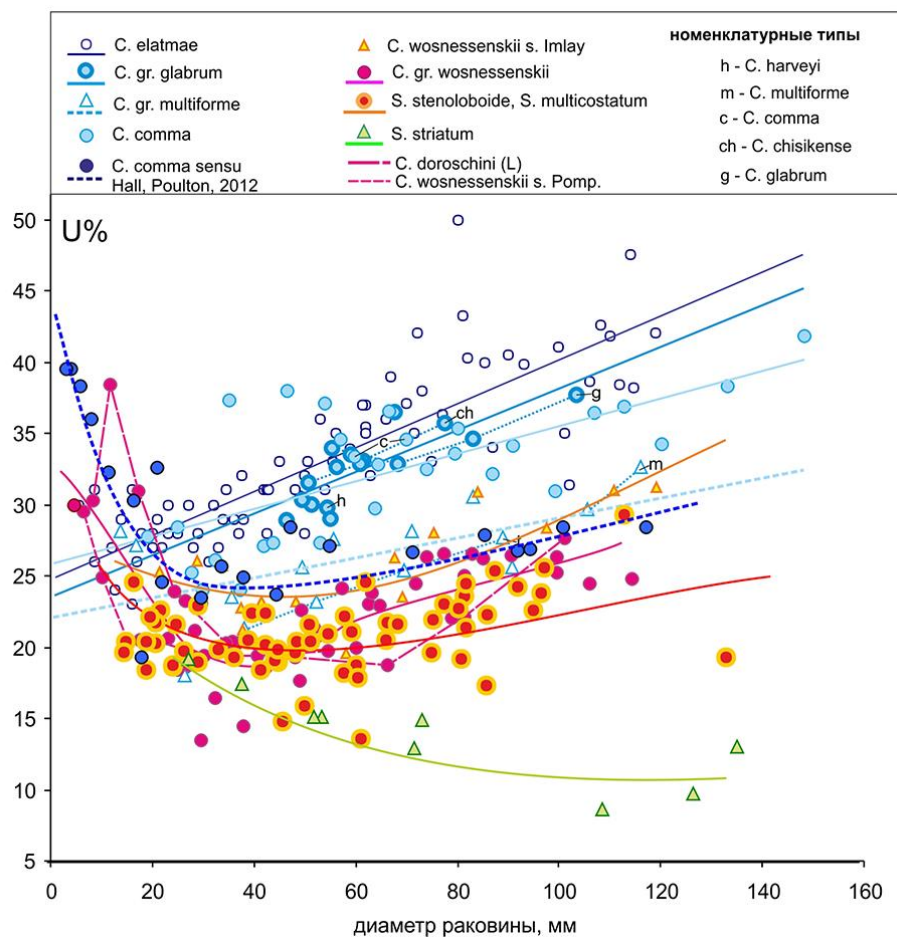


**Рис. 1.6.30.** Среднестатистические кривые распределения экземпляров видов кадоцератин из келловее Южной Аляски по относительной высоте оборотов ( $rH$ ) относительно диаметра раковины. Для сравнения дана диаграмма распределения среднерусского вида *C. elatmae*. Линии тренда являются полиномами за исключением линии голотипа *C. tonniense*. Картина распределения построена по измерениям кадоцератин из работы Imlay, 1953 и натурных измерений музейных оригиналов *C. doroschini* (Eichw.) (лектотип), *C. wosnessenskii* (Grewingk) (топотип, колл. Помпецкого) и *S. stenoloboide* (Pomr.) (голотип). Заливкой разного цвета обозначена стадия высоких оборотов. Вертикальными линиями показано положение диаметра раковины для  $rH$ -max, горизонтальными линиями -  $rH$ -max.

1. Основное звено эволюции в целом не отличается от большинства групп кадоцератин и включает целый комплекс изменений а) брадигенетическое расширение стадии высоких оборотов, смещение вперед максимума высоты оборотов  $rH$  и общее повышение высоты средних и взрослых оборотов (рис. 1.6.30); б) инволютизацию средних и взрослых оборотов, смену типа морфогенеза уμβилика ( $U\%$ -тренда) с градуального восходящего, свойственного *C. (Paracadoceras)*, на сальтативный



восходящий (подрод *Protostenocadoceras*), преимущественно восходящий, с переходными признаками (ранние *Stenocadoceras*) и нисходящий (поздние *Stenocadoceras*) (рис. 1.6.31).



**Рис. 1.6.31.** Распределение экземпляров видов кадоцератин из келловя Южной Аляски по относительно диаметру умбилика (U) относительно диаметра раковины. Для сравнения дана диаграмма распределения среднерусского вида *C. elatmae*. Картина распределения построена по измерениям кадоцератин из работы Imlay, 1953 и натурных измерений музейных оригиналов *C. doroschini* (Eichw.) (лектотип), *C. wosnessenskii* (Grewingk) (топотип, колл. Помпецкого) и *S. stenoloboide* (Pomp.) (голотип).

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

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

филофаза	повышение гН	понижение U%	U%-тренд		
			восходящий	промежуточный	нисходящий
<i>C. ex gr. glabrum</i>			+		
<i>C. comma</i>		+	+		
<i>C. (Prs.) wosnessenskii</i> sensu Imlay		+	+		
<i>C. (Prs.) ex gr. wosnessenskii</i>	на ВС	+	+		
<i>S. stenoloboide</i>	+	+	+	+	
<i>S. multicoatum</i>	+		+	+	
<i>S. striatum</i>	+	+			+

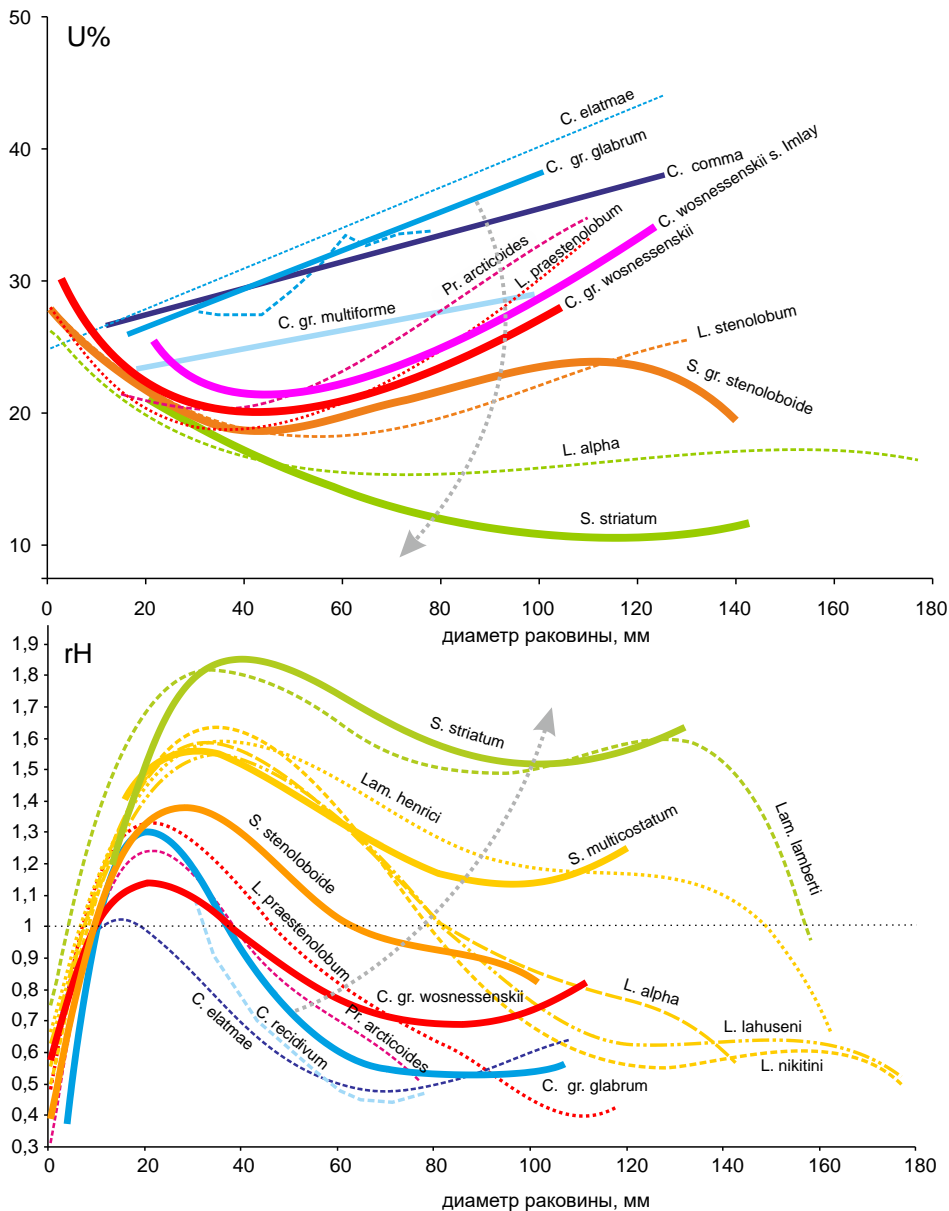


Рис. 1.6.32. Сравнительное распределение экземпляров видов кадоцератин из келловя Южной Аляски (жирными линиями) и Е. России (тонким пунктиром) по относительной высоте оборотов гН (внизу) и относительному диаметру умбилика (вверху). Виды - морфогенетические аналоги показаны одним цветом. Направление филогенеза показано стрелкой.



2. Общее направление морфологических изменений в рамках основного звена в наибольшей мере совпадает с бореально-атлантической филолинией *C.(Protolongaeviceras)* --- *Lamberticeras*. Это сходство, в целом, характеризуется почти одинаковой этапностью изменений как по морфогенезу U, так и по гН (рис. 1.6.32). В результате, для каждой филогенетической фазы (вида) южноаляскинской филолинии может быть подобран морфогенетический аналог – вид или группа бореально-атлантических (в основном, среднерусских) видов. Виды-аналоги по различным признакам (U, гН, скульптура) могут быть не вполне тождественны, при этом в группу аналогов могут входить разновозрастные виды (таб. 1.6.18). Разница в стратиграфическом возрасте видов-аналогов, приходящихся на каждую филогенетическую фазу рассматриваемой филолинии, не превышает 3 аммонитовые зоны, в среднем составляет 1,5 зоны по отдельным признакам, а по всем признакам – 2,8 зоны. Это свидетельствует о том, что ни один из видов Ю. Аляски не может быть определен среднерусским видом (и наоборот), а относительное сходство между ними следует объяснять исключительно параллелизмом.

Наибольшим сходством характеризуются базальные раннекелловейские виды южноаляскинской и бореально-атлантической филолиний, относящиеся к *C. (Paracadoceras)*. Этот подрод находится в точке бифуркации среднерусской и арктической ветвей кадоцератин и еще может рассматриваться как единый надвидовой таксон. Более молодые виды, в особенности средне- и позднекелловейские, в обеих провинциях следует относить к разным родам, которые образуют морфогенетические пары на родовом или подродовом уровне. Первую пару образуют подроды *C.(Protolongaeviceras)* Кныазев, Meledina, Alifirov и *C. (Protostenocadoceras)* subgen. nov., из которых первый распространен как в Е. России, так и Арктике, но не известен восточнее Таймыра. Второй подрод, встречается, в основном, на территории Ю. Аляски. Оба таксона сформировали близкий морфотип, унаследованный от поздних *C. (Paracadoceras)*, тем не менее отдельные экземпляры имеют гомеоморфное сходство с видами филемы *Cadoceras* s.str. – *C. (Rondiceras)* (таб. 1.6.19). Идея о преемственности одной из этих групп от паракадоцерасовой группы кадоцератин не нова. В частности, уже Спэт характеризует виды *C. doroschini* и *C. stenoloboide* как наиболее близкие к *C. elatmae* (Spath, 1932, p. 63).

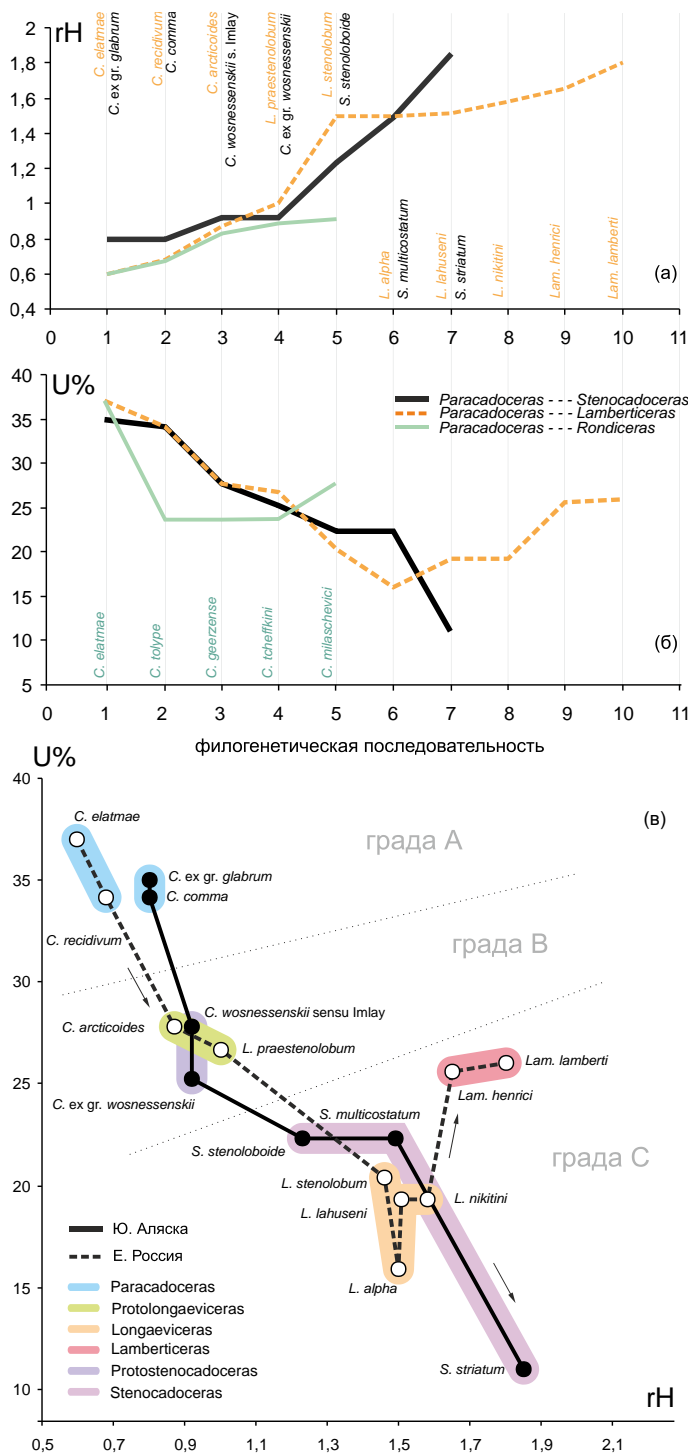
Морфогенетическим аналогом рода *Stenocadoceras* является род *Longaeviceras*, в первую очередь, по большинству признаков, базальные среднекелловейские виды – *L. praestenolobum*, *L. stenolobum*, *L. alpha*. Позднекелловейские виды лонгаевицерасовой филолинии близки только по относительной высоте оборотов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

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

виды кадоцератин Ю. Аляски		морфогенетический аналог из Е. России		
		по гН	по U%	по форме вентера и скульптуре на средних оборотах
Paracadocears	<i>C. glabrum</i> Imlay	<i>C. recidivum</i> (c17)	<i>C. elatmae</i> (c4)	<i>C. elatmae</i> (c4)
	<i>C. chisikense</i> Imlay		<i>C. recidivum</i> (c17)	
	<i>C. multiforme</i> Imlay			<i>C. primaevum</i> (c2)
	<i>C. tonniense</i> Imlay			
	<i>C. comma</i> Imlay	<i>C. recidivum</i> (c17)	<i>C. recidivum</i> (c17)	<i>C. recidivum</i> (c17) <i>Cad. tschernischewi</i>
Protostenocadoceras	<i>C. wosnessenskii</i> sensu Imlay	<i>C. arcticoides</i> (c19)	<i>C. arcticoides</i> (c19) <i>L. praestenolobum</i> (c23)	<i>C. arcticoides</i> (c19)
	<i>C. wosnessenskii</i> (Grewingk)			
	<i>C. doroschini</i> (Eichw.)			
	<i>C. kialagvikense</i> Imlay			
	<i>C. tenuicostatum</i> Imlay			<i>C. arcticoides</i> (c19) <i>C. geerzense</i> (c14), <i>C. tscheffkini</i> (c15)
Stenocadoceras	<i>S. stenoloboide</i> (Pomp.)	<i>L. stenolobum</i> (c24)	<i>L. praestenolobum</i> (c23) <i>L. stenolobum</i> (c24)	<i>L. praestenolobum</i> (c23) <i>L. stenolobum</i> (c24) <i>L. alpha</i> (c25)
	<i>S. iniskinense</i> (Imlay)			
	<i>S. multicosatum</i> (Imlay)	<i>Lam. henrici</i> (c31)		
	<i>S. striatum</i> (Imlay)	<i>Lam. lamberti</i> (c33)	<i>L. alpha</i> (c25)	

3. Темпы направленных морфогенетических изменений в рамках основного звена эволюции филолиний *C. (Protostenocadoceras) – Stenocadoceras* и *C. (Protolongaeviceras) - Longaeviceras* примерно одинаковы при любом рассмотрении, как по отдельным признакам (рис. 1.6.33а,б), так и по корреляции признаков (рис. 1.6.33в). Корреляционные пары морфологического тренда у кадоцератин обоих регионов содержат почти одинаковое количество морфогенетических аналогов. Это позволяет полагать, что построенная филогенетическая модель стенокадоцерасовой филолинии сравнима по качеству со среднерусской, даже несмотря на то, что стратиграфическая основа для филогенетических реконструкций кадоцератин Ю. Аляски существенно ниже по качеству, чем в Е. России. Исходя из этого, можно полагать, что *средние темпы филогенетических изменений среднерусской лобаевицерасовой филолинии должны быть близки к таковым у южноаляскинской стенокадоцерасовой филемы*. Соответственно, морфогенетические аналоги обеих филолиний являются одновременно стратиграфическими аналогами, а отдельные виды и, тем более, роды, могут рассматриваться как изохронные таксоны в масштабе не меньше зоны или подзоны. Этот вывод открывает новые перспективы для внутрибореальной корреляции, а также решения спорных вопросов биостратиграфического расчленения келловя Ю. Аляски. В частности, с учетом

морфогенетической модели можно откорректировать рассмотренную выше картину распределения видов кадоцератин в разрезах Ю. Аляски (по данным Имлея), в первую очередь распространение рода *Stenocadoceras*, отдельные виды которого помещались в нижний келловей. Так, для формации Чинитна вероятно ошибочно указанное Имлеем положение видов *S. bowserense*, *S. iniskinense* и *S. striatum*. Для формации Шелихова таким видом может быть *C. kialagvikense*. У остальных видов в незначительной степени могут быть откорректированы нижняя и верхняя границы распространения.



**Рис. 1.6.33.** Направление морфогенетических изменений в филогенезе (основное звено) кадоцератин Е. России и Ю.Аляски. Кадоцератины Е. России представлены филолиниями 1) *C. (Paracadoceras)* - *C. (Protolongaeviceras)* - *Lamberticeras* (фиг. а-в) и 2) *C. (Paracadoceras)* - *Cadoceras* s. str. - *C. (Rondiceras)* (фиг. а, б); Ю. Аляски - *Paracadoceras* - *C. (Protostenocadoceras)* - *Stenocadoceras* (фиг. а-в). В качестве признаков основного звена использованы среднестатистические значения гН при Д=45 мм и U% при Д=80 мм, при которых наиболее ярко проявляются отличия видов. Фиг. а - развитие филолиний по относительной высоте оборотов гН); фиг. б - развитие филолиний по относительному диаметру умбилика (U%); фиг. в - синморфогенетическое развитие филолиний по двум признакам основного звена.

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

Виды кардиоцератид в формации Чинитна	TONNIE SILSTONE MEMBER										PAVELOFF SILSTONE MEMBER									
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20
7. <i>C. catostoma</i>																				
4. <i>C. tonniense</i> - <i>multiforme</i>																				
1. <i>C. chisikense</i>																				
6. <i>C. glabrum</i>																				
14. <i>C. comma</i>	■	■																		
15. <i>C. wosnessenskii sensu Imlay</i>																				
16. <i>C. ex gr. wosnessenskii</i>																				
2. <i>S. bowserense</i>				■																
18. <i>S. stenoloboide</i>																				
20. <i>S. iniskinense</i>																			■	■
19. <i>S. multicoatum</i>																				
13. <i>C. pomeroyense</i>																				
8. <i>S. striatum</i>										■										

Виды кардиоцератид в формации Шелихова	Нижняя треть			Средняя треть			Верхняя треть		
	1	2	3	4	5	6	7	8	9
5. <i>C. kialagvikense</i>		■							
4. <i>C. bathomphalum</i>		■							
1. <i>C. catostoma</i>				■					
3. <i>C. glabrum</i>		■		■					
6. <i>C. wosnessenskii sensu Imlay</i>		■		■					
2. <i>C. comma</i>				■					
11. <i>C. gr. wosnessenskii</i>				■					
8. <i>S. multicoatum</i>				■					
12. <i>S. stenoloboide</i>				■					

4. Вышерассмотренная картина позволяет существенно уточнить диагностику родов кадоцератин, их границы и объем. Все кадоцератины в обеих филолиниях могут быть объединены в три грады (рис. 1.6.8; 1.6.33): града А – включает виды *C.* (*Paracadoceras*), града В – подроды *C.* (*Protostenocadoceras*) и *C.* (*Protolongaeviceras*), и града С – *Stenocadoceras*, *Longaeviceras* и *Lamberticeras*. Между этими градами наблюдается широкие морфогенетические диастемы, размер которых весьма велик по отношению к морфогенетическим расстояниям между видами внутри родов и подродов. Учитывая, что среднерусская филолиния реконструирована достаточно полно, в особенности в верхней части, можно считать, что наблюдаемый размер диастем не является случайностью или проявлением недостаточной изученности таксонов. Вероятно, он определяется внутренними законами филогенеза, определяющими прерывистый характер эволюции.

#### 1.6.4. Общие закономерности эволюции келловейских кардиоцератид

1. На протяжении келловея в Бореально-Атлантической области макроконховые кардиоцератиды формировали апоморфный морфотип параллельно в различных филемах. В каждой филогенетической линии это происходило с различными темпами (рис. 1.6.2), однако в целом индекс апоморфности всего семейства неуклонно увеличивался (рис. 1.6.34). Увеличение доли одних и тех же апоморфных признаков (характерных для всего семейства) – основной тренд в эволюции подсемейства кадоцератин, не имеющий исключений ни в одной филеме. Это может служить правилом в систематике данного семейства: если более молодой вид характеризуется меньшим индексом апоморфности, то он не должен относиться к той же филеме (и, соответственно, роду или подроду), что и сравниваемый более древний вид с высоким показателем апоморфности (за исключением таксонов, образованных путем брадигенеза). Это правило хорошо работает в сложных ситуациях, например при разграничении родов *C. (Protolongaeviceras)* и *Longaeviceras* (рис. 1.6.3, см. выше) или оценке гипотезы о происхождении последнего от *Rondiceras*. В частности, идея о прямой филогенетической связи *C.(R.) milashevici* и *L. stenolobum*, которой придерживаются некоторые исследователи, должна предполагать понижение уровня апоморфности у более молодого вида, что противоречит общему направлению развития семейства.

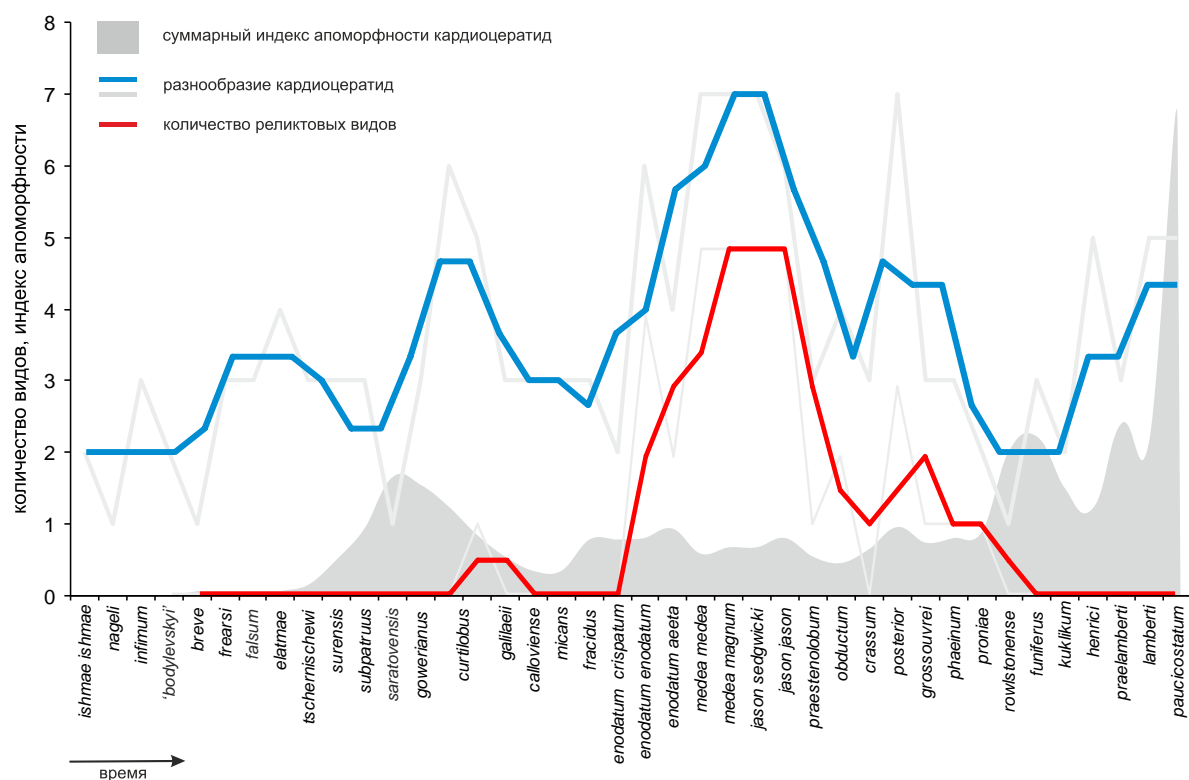


Рис. 1.6.34. Изменение видового разнообразия и суммарного индекса апоморфности у кардиоцератид на протяжении баты и келловея.

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. Вымирание этих таксонов сопровождалось резким понижением ИА всего подсемейства, в особенности после первых двух таксонов.

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

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

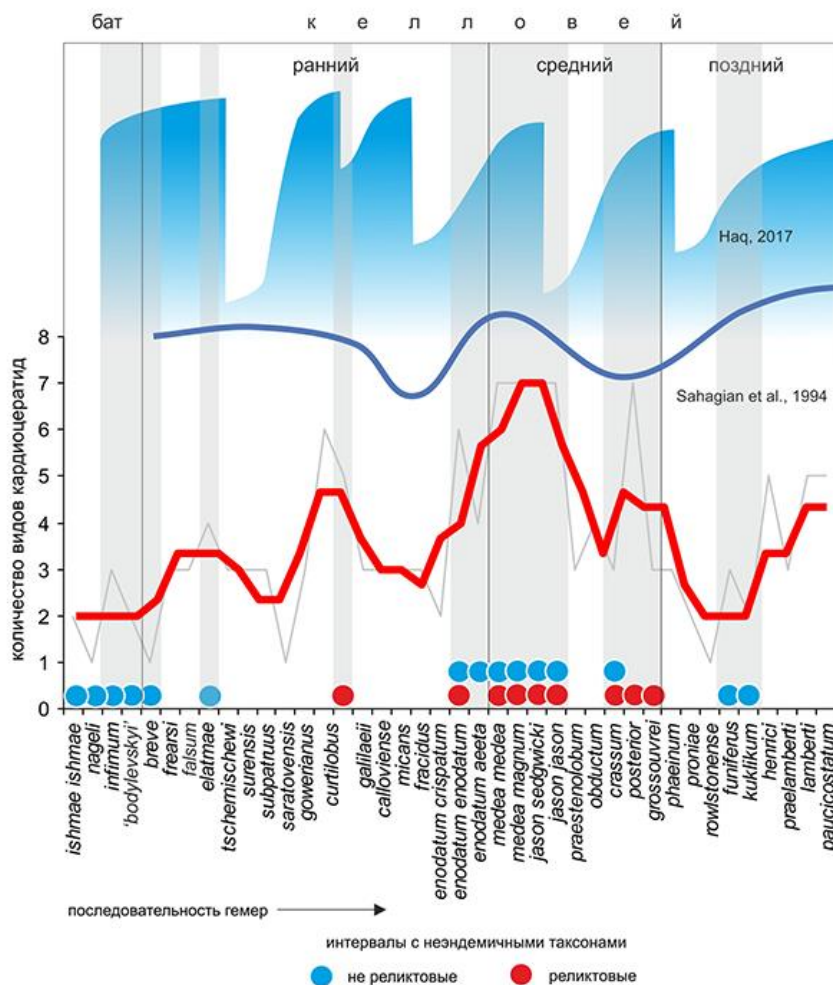
4. В келловейском веке каждая гемера характеризуется присутствием не более одного вида из одной филемы. Этот факт хорошо отвечает принципу конкурентного исключения, в соответствии с которым сосуществование нескольких видов одного семейства возможно при условии их различной специализации, выраженной в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

Вышерассмотренную картину можно сравнить с биоразнообразием хищников среднего размерного класса (к которым относились и аммониты) в современных водоемах. Например, хорошо изученное семейство карповых костистых рыб (включающих также и растительноядные виды) в пресных водах Европейской России насчитывает не менее 24 видов, относящихся к 24 родам, в Средней Азии 22 рода, 34 рода в бассейне Амура (Жадин, 1940). У современных головоногих соотношение родов и видов в каждом морском бассейне имеет примерно такой же вид. Например, сообщество головоногих в Мексиканском заливе по данным (Judkins et al., 2017) представлено 66 родами и 78 видами, поэтому в среднем на род приходится 1,18 видов.

5. Наиболее выразительные моменты развития апоморфных филолиний кадоцератин характерны для фазы *Koenigi* нижнего келловейского (*Cadochamoussetia*-*Chamoussetia*) и всего интервала верхнего келловейского (*Funiferites* и *Longaeviceras*-

*Lamberticeras*). Поэтому в этих стратиграфических диапазонах кардиоцератиды наиболее пригодны для биостратиграфического датирования. В других стратиграфических интервалах, в первую очередь в среднем келловее, кадоцератины разных филолиний характеризуются близким морфотипом, который обусловлен однотипным сочетанием апоморфных и плезиоморфных признаков. Поэтому в интервале между биогоризонтами *curtilobus* – *patruus* наиболее вероятны ошибки в определении возраста, в особенности если использовать однолинейную модель филогении и систематики кадоцератин. Тем не менее, представители разновозрастных апоморфных филолиний, демонстрирующих параллелизм в развитии оксиконического морфотипа, также могут быть ошибочно диагностированы и отнесены к другой филолии, что может привести к стратиграфическим ошибкам.

Начальные этапы эволюционного развития большинства родовых и подродовых таксонов келловейских кардиоцератид сопровождается резким повышением индекса апоморфности, после чего его значения стабилизируются и выходят на плато. Таким образом, экстремумы кривых могут служить критериями таксономических границ.



**Рис. 1.6.35.** 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.

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 келлоеве (рис. 1.6.34). 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 биохорему. Моменты таких миграций совпадали с эвстатическими максимумами (рис. 1.6.35), которые приходятся, на фазы Koenigi, Jason и Grossouvrei. Тем самым они совпадают и с моментами наивысшего разнообразия кардиоцератид. С эвстатическими максимумами также совпадает широкое географическое распространение 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.

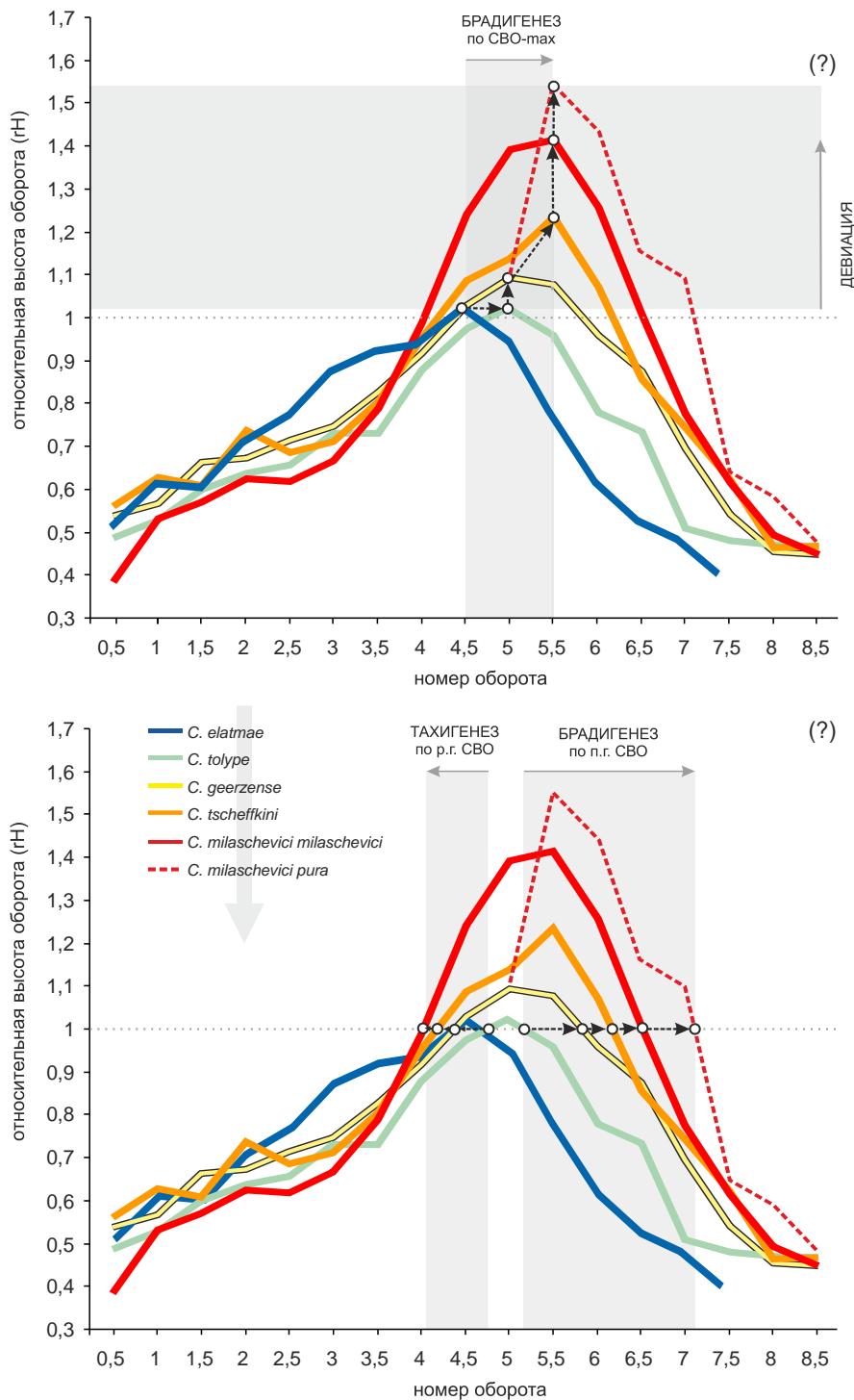
### **1.6.5. Роль гетерохроний в эволюции кадоцератин**

Формирование апоморфного морфотипа в нескольких филолиниях макроконховых кадоцератин обусловлено различными гетерохрониями. Наиболее заметным видом гетерохронных изменений в этих процессах можно считать распространение признаков стадии высоких оборотов на взрослую и терминальные стадии морфогенеза. При этом в разных филолиниях происходило выпадение кадиконической стадии и формирование оксиконического морфотипа на взрослых оборотах. Такой процесс замедления развития O. Шиндевольф (Schindewolf, 1925) обозначил названием протерогенез, которое впоследствии было использовано применительно к кадоцератинам (Schindewolf, 1936; Arkell et al., 1957), квенштедтоцератинам и кардиоцератинам (Marchand, 1986; Marchand, Dommergues, 1988). В настоящее время протерогенез чаще всего принимается как младший синоним педоморфоза Гарстанга (Garstang, 1922), поэтому процесс формирования оксиконического морфотипа в разных филолиниях правильнее рассматривать в категориях педоморфоза.

Развитие новых таксонов путем педоморфоза неоднократно происходило в эволюции кардиоцератид. У арктоцефалитин педоморфным путем (брадигенеза), как было

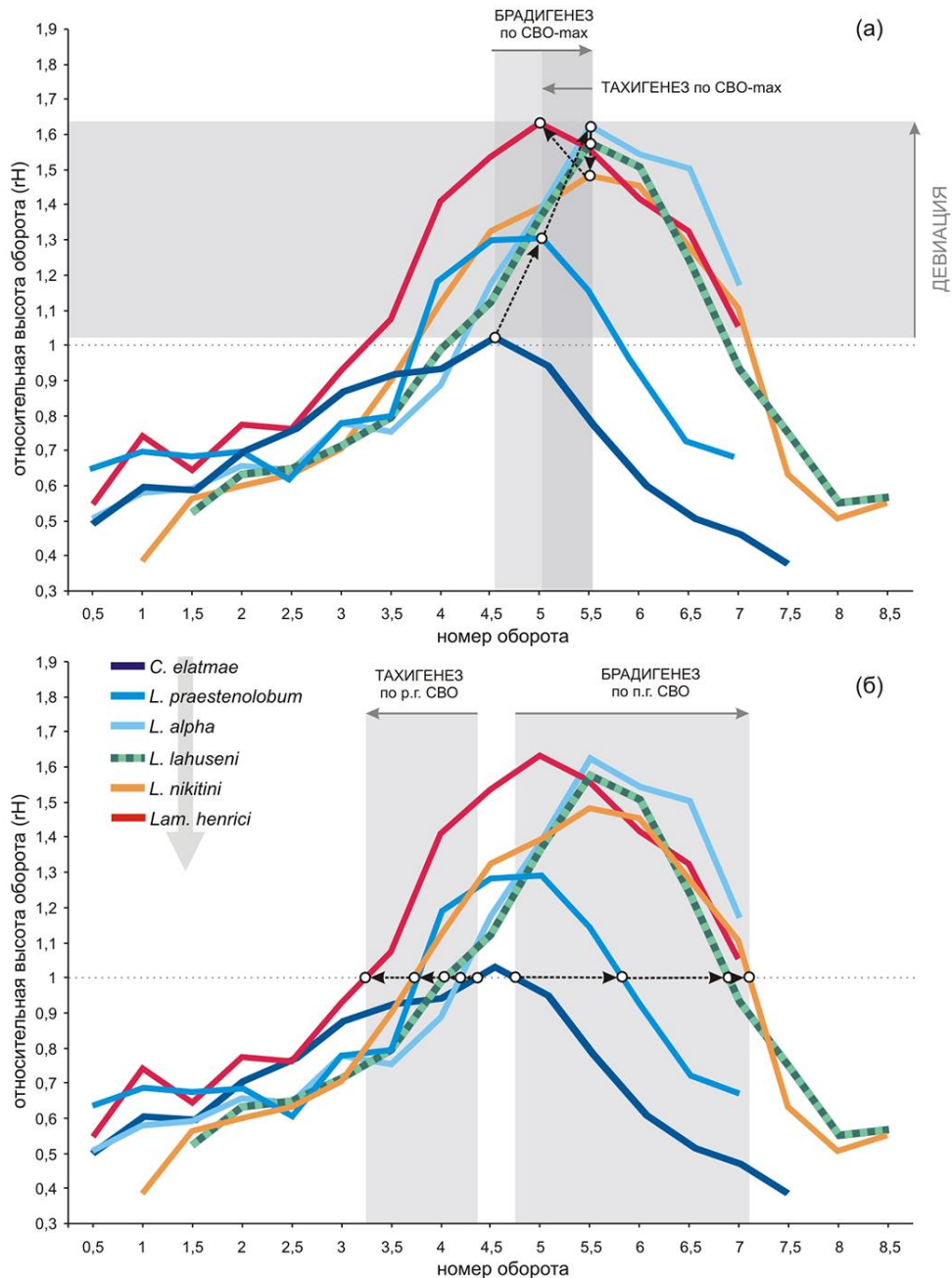


показано выше, развивался род *Arcticoceras*. У этого рода брадигенез затронул, в основном, признаки скульптуры. У кадоцератин замедлению развития подверглись другие признаки, в первую очередь форма поперечного сечения раковины. В одних филолиниях это привело к выпадению кадиконической стадии (*Cadochamoussetia*, *Chamoussetia*, *Funiferites*, *Lamberticeras*, *Stenocadoceras*), т.е. аббревиации дефинитивной стадии предка. Такой вид брадигенеза соответствует ретардации.



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

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



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

Педоморфоз в рассмотренных филолиниях не имел общего характера, т.е. не включал все признаки раковины. Другие признаки, не охваченные педоморфозом, могли испытывать ускоренное развитие или сохраняться в прежнем состоянии. Филогенетическое

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

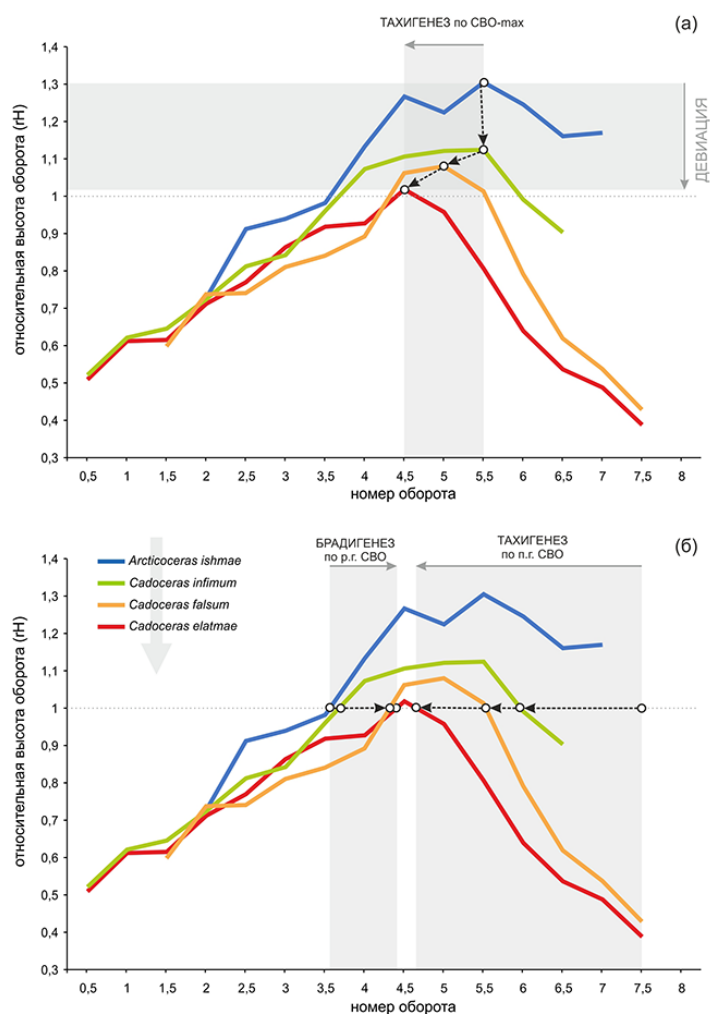
Таким образом, развитие филолиний с апоморфным морфотипом происходил не только путем брадигенеза, но и, одновременно, тахигенетически. Брадигенез и тахигенез у кадоцератин затрагивают различные признаки: первый признаки формы раковины, второй – скульптуры. Такое сочетание гетерохроний характеризует модулярный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

Независимо могут эволюционировать и сильно взаимосвязанные признаки. Это видно на примере большинства филолиний кадоцератид, у которых происходит изменение продолжительности стадии высоких оборотов: или расширение (*C.* (*Rondiceras*), *Cadochamoussetia*, *Longaeviceras* и др., **рис. 1.6.36-37**), или сужение (филолиния *Arcticoceras* – *C.* (*Paracadoceras*), **рис. 1.6.38**). Изменение длины СВО происходил путем филогенетически обусловленного смещения ее ранней и поздней границ: при сужении

СВО ранняя граница смещается вперед (брадигенез), а поздняя граница назад (тахигенез). При расширении СВО наблюдается обратный процесс. Взаимоотношение гетерохроний по нескольким признакам имеет сложную картину и отличается в разных филолиниях по соотношению типов гетерохроний и глубине гетерохронных сдвигов (таб. 1.6.20):

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

	глубина гетерохроний (в количестве оборотов)								
	для вида			Общая (для филолинии)					
				по границам СВО				по гН-мах (в количестве оборотов)	
	РГ	ПГ	по гН-мах	ранняя граница		поздняя граница		брадигенез	тахигенез
брадигенез				тахигенез	брадигенез	тахигенез			
<i>Arcticoceras</i> --- <i>C. (Paracadoceras)</i>	0,2	0,64	0,75	1,05			2,9		1
<i>Cadoceras</i> s. str. – <i>C. (Rondiceras)</i>	0,2	0,4	0,2		0,6	2,4		1	
<i>C. (Paracadoceras)</i> -- - <i>Chamoussetia</i>	0,37	0,4	0,33		1,4	1,3		1	
<i>C. (Paracadoceras)</i> -- - <i>Lamberticeras</i>	0,2	0,66	0,3		1,25	2,35		1	



**Рис. 1.6.38.** Структура гетерохронных сдвигов и девиаций у кадоцератин филолинии *Arcticoceras* --- *Cadoceras (Paracadoceras)* по относительной высоте оборота (rH). а - гетерохронии по максимальной высоте оборота на стадии высоких оборотов (СВО), б - гетерохронии по границам СВО. Стрелками на рисунке показаны направления гетерохронных изменений (черными - на уровне вида, серыми - для всей филолинии). Серой вертикальной стрелкой в легенде показано направление филогенеза. Глубина гетерохронного сдвига и девиации показана серой заливкой. Морфогенетическая кривая каждого вида построена по среднестатистическим значениям. В качестве морфогенетического хронометра использован номер оборота.

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

Брадигенез по признакам скульптуры у кадоцератин характерен только для филолиний с плезиоморфным морфотипом, в первую очередь у филолинии *C. (Eichwaldiceras)* и *Pavloviceras*. Появление видов в пределах этой филемы происходило путем частичной ретардации (например, *C. schumarovi*) и, видимо, только род *Pavloviceras* произошел за счет полной ретардации с аббревиацией стадии гладкой раковины.

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

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

Таким образом, в келловее филогенез кадоцератин в апоморфных филемах был обусловлен сложным сочетанием гетерохроний разного знака с девиациями. В филолинии *Rondiceras* глубина брадигенеза, определяемая по сдвигу точки максимальной относительной высоты оборота от базального предка (*C. elatmae*) к последнему потомку (*C. milashevici*), составляет около 2 оборотов (рис. 1.6.36), в то время как девиация характеризуется превышением высоты оборота у этих видов примерно в 1,5 раз. Для филолинии, заканчивающейся родом *Lamberticeras* (рис. 1.6.37) глубина брадигенеза составляет уже 4 оборота, а величина девиации - 1,72 раза. Филолиния *Funiferites* характеризуется значениями: 3 оборота для глубины брадигенеза и 2 раза для величины

девиации. На этом примере видно, что в эволюции кадоцератин в различных итеративно возникающих апоморфных филолиниях происходило неуклонное увеличение глубины брадиморфного сдвига и масштаба девиантных новообразований на стадии высоких оборотов.

## 1.7. Описание аммонитов

Семейство CARDIOCERATIDAE Siemiradzki, 1891

Подсемейство CADOCERATINAE Hyatt, 1900

Род *Cadoceras* Fischer, 1882

*Cadoceras calyx* Spath, 1932

Табл. 12, фиг. 2, 3; табл. 14, фиг. 1, 2; табл. 15, фиг. 1, 2; табл. 16, фиг. 1, 2

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

*Cadoceras victor*: Spath, 1932, p. 67; pl. XVI, fig. 6a-c; pl. XVII, fig. 6; pl. XXI, fig. 1a, b

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

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

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

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

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

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

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

Размеры в мм и отношения:

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

<i>Cadoceras victor</i> Spath (слепок с голотипа)	80,4	30,6	62	32,84	0,49
-	66,2	24,9	40,4	31,27	0,62
-	53,7	20,7	32,4	32,4	0,64
-	41,9	15,7	20,6	32,46	0,76
-	30,3	12,3	15,8	32,67	0,78
-	22	8	10,8	33,18	0,74
-	15,7	5,7	8,4	33,12	0,68

**Сравнение.** Наиболее близкими к описываемому виду являются филогенетически близкие ему позднебабские виды - более ранний *C. lenaense* Meledina и стратиграфически преемственный *C. apertum* Callomon et Birkelund. Их отличия от описываемого вида см. в гл. Отличия от *C. lenaense* (см. ниже, в его описании) выражены более резко по морфогенезу умбилика и относительной высоты оборотов, а от *C. apertum* (табл. 21-23) крайне незначительно. Виды *C. calyx* и *C. apertum* характеризуются одинаково широкой изменчивостью по всем признакам раковины, единым стилем морфогенеза умбилика (рис. 1.6.11) и пропорций оборотов (рис. 1.6.14), поэтому на де-факто главным критерием разграничения этих видов является стратиграфический. Тем не менее, *C. apertum* в среднем незначительно отличается большей инволютностью раковины на кадиконической стадии и меньшей эволютностью на СВО. Однако и эти отличия статистически недостаточно подтверждены.

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

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

"Я должен несколько извиниться за путаницу, которую, похоже, создают сегодня номенклатурные решения, принятые 35 лет назад (в Callomon, Donovan & Truempy 1972, p.18). Зона Calyx является стандартной хроностратиграфической единицей, членом вторичного стандарта для Гренландии и Арктики. Она была названа в по виду *Cadoceras calyx* Spath, 1932, потому что он казался наиболее ярким из



доступных номинальных (морфо) видов в его характерной фауне... На самом деле это всего лишь самый экстремальный вариант единственного биовида *Cadoceras*, обнаруженный в горизонте фауны 23, самом высоком из двух горизонтов, которые можно было четко распознать в Восточной Гренландии, которые были включены в зону (Callomon 1993, p. 102). Наиболее распространенным и, следовательно, наиболее типичной руководящим формой является его вариант, описанный Спэтом, такой как *Cad. victor*, поэтому было бы лучше назвать данную зону зоной *Victor*. Но, к сожалению, изображения оригиналов этого вида не очень помогают разобраться в его сущности. Гораздо более характерной формой является его паратип, pl. 21, fig. 1a, большие гладкие *Cadoceras*, которые сами по себе могут быть почти чем угодно, но на самом деле они выражают важную особенность этого вида - его большие размеры. Голотип *Cad. victor* (Spath, 1932, pl. XVI, fig. 6a-c) хорошо показывает его внутренние обороты, несмотря на то, что внутренние обороты *Cadoceras* также редко бывают очень информативными для вида в целом. *Cad. franciscus* (20/2a,b) есть попросту другое ядро данного вида, а *Cad. ammon* (21/5a,b) является ювенильным экземпляром. Что касается собственно *Cad. calyx*, то его голотип остается уникальным в своем роде, хотя новые коллекции, сделанные в 1977 году, содержат лишь промежуточные формы между ним и *Cad. victor*."

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

1) *Cadoceras calyx* morph *calyx* - редкая и нетипичная морфа вида (**табл. 14, фиг. 1**, голотип), характеризующаяся более эволютной раковиной и открытым умбиликом, грубой и слабо дифференцированной скульптурой;

2) *Cadoceras calyx* morph *victor* - доминирующая морфа вида (**табл. 15, фиг. 1-3; табл. 16, фиг. 1-3**), характеризующаяся более инволютной раковиной, плотной, изящной и хорошо дифференцированной скульптурой. К этой морфе относятся типы *C. victor*, *C. franciscus*, *C. ammon* (см. синонимику). Экстремально тонкорестристые экземпляры напоминают морфы *Cadoceras* из верхов нижнего и среднего келловея различных бореальных регионов, например *C. wosnessenskii* (**табл. 15, фиг. 3**).

У экземпляров с промежуточными характеристиками могут комбинироваться признаки разных морф, например, широкий умбилик и изящная ребристость (**табл. 14, фиг. 2**).

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

(Mitta, 2005), не изображены. К сожалению, эти экземпляры были найдены в осыпи, поэтому их можно привязать к конкретному слою разреза лишь условно. Вероятно, они происходят в верхней части батских слоев (слой 1, по Киселев, Рогов, 2007б), где впоследствии было найдено несколько обломков, принадлежащих данному виду (табл. 12, фиг. 3).

Находки кадоцератин из разреза Просек, ранее определенные как *C. calyx* (Киселев, Рогов, 2007а, табл. III, фиг. 1,2; здесь: табл. 12, фиг. 5), сейчас рассматриваются как *C. (Cat.) infimum* morpha cf. *perrarum* (см. ниже).

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

Есть основания полагать, что тот же, или близкий, вид, что и в слое 43, присутствует и ниже, вблизи кровли слоя 42 (конкреционный горизонт, расположенный в 2 м ниже кровли), который относится Князевым и его коллегами к зоне *Variabile*. Из этого слоя С.В. Мелединой был изображен единственный экземпляр под названием *C. variabile* Spath (Меледина, 1994, табл. IV, фиг. 2) - взрослый *Cadoceras* с почти полностью гладкой раковинной, за исключением слабо развитых вытянутых приумбиликальных булл. Ознакомление с другими экземплярами из того же горизонта конкреций из колл. № 177, ИГАБМ СО РАН (благодаря любезному разрешению В.Г. Князева), показало, что большинство экземпляров взрослых кадоцерасов полностью гладкие и лишены даже булл, как и зрелые *C. calyx*, а внутренние обороты этой формы очень близки *C. calyx* morpha *victor* (табл. 16, фиг. 1,2). В нашем распоряжении имеется экземпляр с КЖК из того же местонахождения (сборы М.А. Рогова, 2008 г.), который характеризуется теми же самыми особенностями: полностью гладкая КЖК с острым приумбиликальным перегибом; предконечный оборот содержит слабые приумбиликальные буллы, но в

остальной части гладкая; ребра присутствуют только на третьем, с конца, обороте. Такой морфотип совсем не свойствен *C. variabile*, но характерен для *C. calyx*.

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

1. У сибирских форм ярко выражена стадия высоких оборотов при  $D=10-50$  мм, в то время как у топотипических *C. calyx* она, практически, отсутствует ( $rH \max$  - не более 0,8) (рис. 1.6-14).

2. Морфогенез умбилика характеризуется восходящим трендом, начиная с  $D=20$  мм, в то время как у топотипических *C. calyx* U%-тренд не выражен вообще (рис. 1.6-11).

3. Восточно-гренландские формы эволютнее на всех стадиях морфогенеза, но особенно существенно на средних оборотах ( $D=10-70$  мм) (рис. 1.6-11).

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

*C. lenaense* - самый древний вид из Северной Сибири, с наиболее выраженной СВО, который характеризуется более высокими и инволютными оборотами, чем у других подвидов. Известен только из обн. 109 восточного берега Анабарского залива (кровля слоя 42).

*C. calyx involutum*, **subsp. nov.** - ранний подвид из Северной Сибири, с более развитой СВО, высокими и инволютными оборотами, чем у номинального подвида. Ребра выражены рельефнее, чем у *C. lenaense*. В обн. 109 восточного берега Анабарского залива найден в подошве слоя 43 (Князев и др, 2007, табл. 3, фиг. 1, 2 - голотип подвида, экз. ГМ ИГАБМ 177/247).

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

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

Материал. 3 экз. из разреза Большая Пестровка-2; 2 экз. из подошвы слоя 43 и 1 экз. из кровли слоя 43 обн. 109 восточного берега Анабарского залива (колл. № 177, Геологического музея ИГАБМ СО РАН, Якутск).

*Cadoceras lenaense* Meledina, 1977

**Табл. 17, фиг. 1-3**

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

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

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

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

Размеры в мм и отношения:

№ / экз.	Д	В	Ш	U%	В/Ш
ЯрГПУ AN5/1	126,6	56,59	84,44	25,51	0,67
-	95,26	39,26	78,37	24,84	0,5
-	76,74	30,8	59,78	24,9	0,51
-	64,41	27,7	44,89	21,28	0,62

-	52	22,74	32,04	21,79	0,71
-	40,22	17,96	19,15	21,09	0,94
-	30,44	13,93	11,7	21,9	1,19
-	21,43	10,37	8,4	21,48	1,23
-	15,13	6,751	5,32	22,85	1,27
-	9,974	4,92	4,55	23,59	1,08
-	6,557	2,68	2,33	26,21	1,15
-	4,665	1,8	2,25	30,04	0,8

**Сравнение.** Этот вид наиболее близок к *Cadoceras calyx* Spath и рассматривается здесь как его вероятный предок. Филолиния кадоцератин этой группы хорошо прослеживается в обн. 109 восточного берега Анабарского залива, от *C. lenaense* (кровля слоя 42) к слою 43, где встречается два диахронных подвида *C. calyx*. Описываемый вид отличается от *C. calyx* более высокими и involутными оборотами на всех стадиях морфогенеза. Только на терминальной стадии он слабо перекрывается по признакам формы раковины (умбилика (**рис. 1.6.11**) и пропорций поперечного сечения оборота (**рис. 1.6.14**)), с маргинальными экземплярами выборки *C. calyx*. Также у данного вида хорошо выражена СВО, которая у *C. calyx*, по имеющемуся материалу, практически не выделяется (**рис. 1.6.14**). Столь радикальные различия не позволяют эту форму отождествлять с *C. calyx*. Морфологические различия между ними, наряду со стратиграфическими, являются фундаментальными, что дает основание для разграничении этих видов.

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

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

#### *Cadoceras falsum* Voronetz, 1962

#### **Табл. 19, фиг. 4-6; табл. 20, фиг. 1,2**

*Cadoceras (Paracadoceras) elatmae*: Бодылевский, 1960, с. 71,72, табл. IV, фиг. 2а,б.

*Cadoceras simulans*: Бодылевский, 1960, табл. III, фиг. 1а,б.

*Cadoceras falsum*: Воронец, 1962, с. 49, 50, табл. VII, фиг. 2, табл. XI, фиг. 1а,б, табл. XVIII, фиг. 1а,б, табл. XIX, фиг. 1; Митта, 2000, с. 40, 41, табл. 12, фиг. 4, 5; табл. 13, фиг. 1-3; табл. 14, фиг. 1; табл. 15, фиг. 1,2; табл. 16, фиг. 2.

*Cadoceras cf. elatmae*: Воронец, 1962, с. 47, табл. XII, фиг. 1а,б; табл. XXVI, фиг. 1а,б.

*Cadoceras (Bryocadoceras) falsum*: Меледина, 1977, с. 62-64, табл. 10, фиг. 1, табл. 11, фиг. 1, табл. 12, фиг. 1.

*Cadoceras elatmae*: Князев и др., 2009, табл. II, фиг. 2 (только); Князев и др., 2010, табл. II, фиг. 1, 2.

*Cadoceras quenstedti falsum*: Гуляев 2007, табл. III, фиг. 1-3.

*Cadoceras quenstedti quenstedti*: Гуляев 2007, табл. III, фиг. 4, табл. IV, фиг. 1.

Лектотип - экз. № 9209, 11а/22 (ЦНИГР Музей), выбран С.В. Мелединой (1977), изображен в работе Воронец, 1962, табл. VII, фиг. 2, табл. XIX, фиг. 1. Нижний келловой Анабарского залива.

Описание. Конечная жилая камера до 135 мм в диаметре, полуинволютная, с воронковидным умбиликом, сглаженная или полностью лишенная скульптуры. Умбликальный перегиб на КЖК острый, гладкий или покрыт косыми складками. Стадия высоких оборотов выражена хорошо и находится в интервале  $D=10-30$  мм, с минимальной шириной раковины (экстремум СВО) при  $D=21-22$  мм и максимальной относительной высотой оборотов до 1,3 (рис. 1.7.1.а(а)-1.7.1а(б)). Кадиконическая стадия у нормальных экземпляров представлена широкой (до 90%, в среднем 75-80%, относительной ширины) раковинной (рис. 1.7.1.а(б)-1.7.1.а(б)). Терминальный оборот начинается при  $D=75-85$  мм, при этом происходит слабое разворачивание умбиликальной спирали на КЖК и ширина раковины понижается на 10-20%. На СВО и кадиконической стадии раковина покрыта прорзиратными ребрами, при этом тонкие двураздельные ребра чередуются с простыми (коэффициент ветвления 1,5). На кадиконической стадии преобладают грубые двураздельные ребра, чередующиеся с редкими трехраздельными (коэффициент ветвления 2-2,2). На умбиликальном перегибе ребра превращаются в косые бугорки, которые в конце кадиконической стадии остаются единственным видом скульптуры. Плотность ребер резко меняется в морфогенезе: от 40 ребер на оборотах СВО до 20 ребер на кадиконической стадии и 0-10 ребер на терминальном обороте.

Размеры в мм и отношения:

N / экз.	Д	В	Ш	U%	В/Ш
ЯрГПУ АДЗ-22 (Адзъва)	81,21	28,23	65,54	80,7	0,43
-	66,41	22,44	41,49	62,26	0,549
-	54,43	19,72	31,81	58,43	0,62
-	41,85	16,01	20,16	48,04	0,79
-	30,74	11,65	11,49	37,53	1,01
-	21,21	8,37	7,74	37,2	1,08
-	14,09	6,02	5,6	40,02	1,06
-	9,19	3,93	4,34	47,78	0,89
-	5,92	2,74	3,21	52,61	0,84
-	3,96	1,87	2,27	55,06	0,81
-	2,64	1,24	1,65	60,36	0,74
-	1,77	0,85	1,14	62,16	0,74
-	1,23	0,57	0,94	74,72	0,6
ГМ ИГАБМ 177\3 (Анабарский залив)	104,1	39	82,7	33,24	0,47

-	85,5	32,1	68	29,24	0,47
-	71,6	25	55	29,05	0,45
ГМ ИГАБМ 177\31 (Анабарский залив)	112,2	36,7	82,5	36,99	0,44
-	95,2	28	72	34,87	0,39
-	72,6	26,8	56	29,06	0,48
-	62,8	22	44,2	28,34	0,50
ГМ ИГАБМ 177\119 (Анабарский залив)	100	37	84,7	30,50	0,44
-	78,4	30,5	60	27,93	0,51
-	64,6	26,4	49	26,63	0,54
ГМ ИГАБМ 177\54 (Анабарский залив)	103,22	40,88	81,40	29,80	0,50
-	82,11	31,93	65,79	30,84	0,49
-	67,13	25,85	50,12	30,31	0,52
-	54,09	20,99	36,37	30,16	0,58
-	42,87	16,78	23,74	30,56	0,71
-	33,92	15,91	13,74	29,31	1,16
-	25,32	10,58	10,70	28,18	0,99
-	17,89	7,02	7,78	26,80	0,90
-	12,34	5,67	5,50	26,07	1,03
-	8,42	3,68	3,92	26,39	0,94
-	5,73	2,51	3,16	26,53	0,80
-	3,86	1,70	2,40	27,27	0,71
-	2,69	1,17	1,75	28,26	0,67
-	1,93	0,94	1,35	24,24	0,70

Изменчивость проявляется по всем признакам раковины, но в наибольшей степени по относительному диаметру умбилика, который в морфогенезе изменяется почти незакономерно. Также сильно изменчивы момент исчезновения булл и продолжительность стадии гладкой раковины на терминальном обороте. По остальным признакам (пропорции раковины и оборотов, ППС), которые меняются по выраженному тренду, изменчивость не так велика. Вероятно, наблюдающиеся вариации обусловлены изменчивостью скорости развития как по отдельным признакам (мозаично), так и по нескольким признакам одновременно. Тахиморфные и нормоморфные экземпляры характеризуются более вздутой и гладкой терминальной раковиной, при этом у тахиморфных экземпляров момент исчезновения булл может смещаться на предпоследний оборот. Брадиморфные особи, наоборот, отличаются более высокой раковиной на терминальной стадии, чаще всего покрытой буллами или складками вплоть до устьевого пережима. При этом раковина может приобретать "паракадоцерасовый" морфотип. Комплексное сочетание таких гетерохроний позволяет выделять морфы внутривидовой изменчивости:

*C. falsum morpha falsum* - номинальная морфа, составляющая подавляющее большинство выборки вида. Представлена тахиморфными и нормоморфными экземплярами, которые обладают средними ( $D=100-110$  мм) или крупными терминальными размерами ( $D>110$  мм), т.е. могут быть брадигеронтными или нормогеронтными. Конечная жилая камера чаще всего полностью гладкая, умеренно инволютная или даже полуэволютная. Кадиконическая стадия характеризуется вздутым груборебристым

морфотипом (табл. 20, фиг. 1,2). Соответствует большинству экземпляров, изображенных в литературе, включая номенклатурные типы.

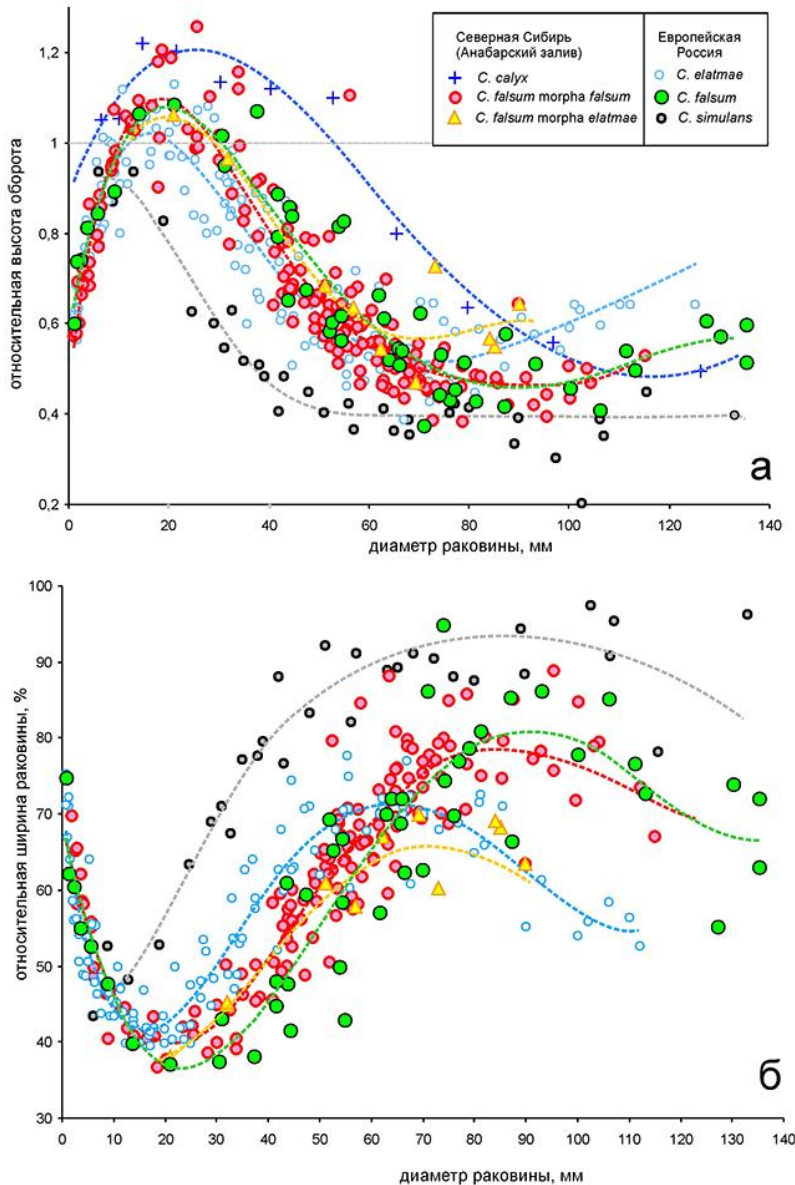
*C. falsum morpha cf. elatmae* - брадиморфные экземпляры, чаще тахигеронтные, у которых взрослая раковина или КЖК более высокая, чем широкая, покрыта валикообразными ребрами или складками вплоть до устьевого края, имеет небольшой диаметр (меньше 100 или 90 мм). Такой морфотип весьма характерен для *Cadoceras* (*Paracadoceras*), поэтому экземпляры этого типа в литературе обычно обозначают как *C. elatmae* или *C. cf. elatmae* (см. синонимику). Сходство с этим видом может быть значительным, вплоть до совпадения отдельных частей тренда изменения основных видоспецифических признаков: ширины раковины и пропорций поперечного сечения оборотов на терминальной стадии (рис. 1.7.1а,б); плотности первичных ребер на кадиконической стадии. Это сходство проявляется, в основном, на терминальном или (и) предпоследнем обороте. На предшествующих им взрослых оборотах пропорции раковины изменяются в морфогенезе так же, как и у всех *C. falsum*. Характерной особенностью этой морфы является сглаживание ребер на середине КЖК или только на вентральной стороне (Князев и др., 2010, табл. II, фиг. 1, 2) или по всем сторонам раковины (Воронец, 1962, табл. XXVI, фиг. 1а,б). Соответственно, вблизи конечного устья происходит возобновление валикообразных ребер. Таких особенности для среднерусских *C. elatmae* не характерны.

Сравнение. Морфотип *C. falsum* иногда рассматривается как промежуточный между *C. calyx* Spath (верхний бат) и *C. simulans* Spath (нижний келловей, биогоризонт *elatmae*). По мнению Гуляева (2005) эти виды образуют одну филолинию, а согласно Митта (2000) родственные связи можно предполагать только между *C. falsum* и *C. simulans*. Изучение распределений у этих видов по признакам формы поперечного сечения раковины и оборотов показывает, что *C. calyx* и *C. simulans* существенно отличаются от *C. falsum*: *C. calyx* (по сибирскому материалу) - более высокими оборотами и продолжительной СВО, в то время как второй, более молодой вид - очень низкими оборотами и раковинной в целом на взрослой и терминальной стадиях морфогенеза. Отличия по этим признакам настолько большие, что в распределении выборок почти не наблюдается перекрытий (рис. 1.7.1а,б). По другим признакам (U%-тренд, изменение плотности первичных ребер в морфогенезе) существенных отличий не наблюдается. Другим общим свойством у всех этих видов является полная редукция ребер на терминальном обороте. Этот признак иногда рассматривается как родоспецифический.

Нормальные экземпляры *C. falsum* на кадиконической стадии почти не отличаются от *C. moffiti* Imlay (Imlay, 1953, pl. 42, fig. 3, 4, 9), поэтому не исключено, что эти виды являются синонимами. Данный вид близок к *C. quenstedtiforme* Mitta et al., (Mitta et al., 2015,



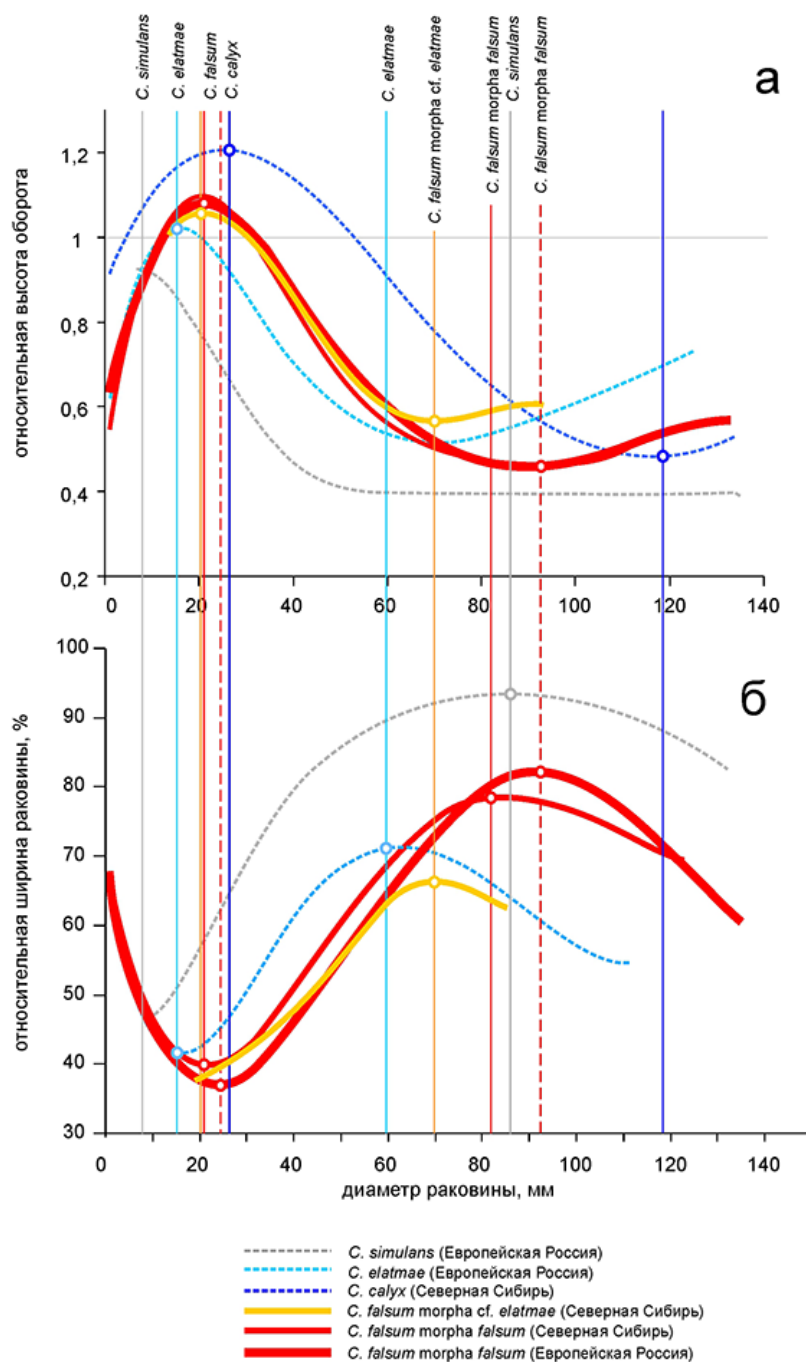
figs. 3.1-3.7, 4.1-4.4, 5.1-5.3, 6), в особенности по экземплярам на кадиконической стадии со вздутым морфотипом (ibid., figs. 3.1, 5.3, 6), но по всей выборке отличается существенно на всех стадиях морфогенеза. В популяции этого вида большую долю занимают брадиморфные и брадигеронтные экземпляры, что выражается, в частности, в небольших терминальных размерах ( $D=84$  мм у голотипа на стадии КЖК, ibid., figs. 3.2) и меньшей шириной раковины у брадиморфных экземпляров.



**Рис. 1.7.1 (А).** Сравнительный морфогенез раковины среднерусских и северо-сибирских *Cadoceras falsum* и филогенетически и стратиграфически близких кадоцератин по относительной высоте оборотов (а) и относительной высоте раковины (б). Линии тренда показаны пунктиром. А - полная картина распределения экземпляров и изменчивости, Б - показаны только линии тренда.

**З а м е ч а н и я . 1.** При ознакомлении с *C. falsum* Анабарского залива по литературе складывается впечатление, что данный вид обладает на всех стадиях развития широкой или очень широкой кадиконической раковиной, покрытой грубыми ребрами. Автор вида отмечает, что даже при небольшом диаметре "толщина и высота оборота остаются равными" (Воронец, 1962, стр. 49) и в дальнейшем относительная высота оборота только уменьшается. Между тем, в коллекции Н.С.Воронец (ЦНИГР Музей) встречаются не изображенные экземпляры из Анабарского залива, помеченные автором на этикетке как *C.*

*falsum* и обладающие относительно высокой раковиной (табл. 19, фиг. 6). Изучение морфогенеза раковины у нескольких экземпляров этого вида показало, что у большинства из них в интервале  $D=10-30$  мм высота раковины часто превышает ширину, на основании чего уверенно выделяется стадия высоких оборотов (табл. 19, фиг. 4). При этом длина СВО и значения относительной высоты раковины у данного вида выше, чем у среднерусских, близких по возрасту, аналогов (табл. 19, фиг. 3). В этой связи *C. falsum* до  $D=30-40$  мм мало отличим от других кадоцератин зоны Anabarensis, а до  $D=15$  мм - от таковых зоны Elatmae.



**Рис. 1.7.1(Б).** Сравнительный морфогенез раковины среднерусских и северо-сибирских *Cadoceras falsum* и филогенетически и стратиграфически близких кадоцератин по относительной высоте оборотов (а) и относительной высоте раковины (б). Линии тренда показаны пунктиром. А - полная картина распределения экземпляров и изменчивости, Б - показаны только линии тренда.

2. Первоначально вид был известен только из Северной Сибири (Анабарский залив), но позднее констатировалось его присутствие на территории Европейской России - в

центральной ее части, под названием *C. falsum* (Митта, 2000), *C. quenstedti* (Киселев, Рогов, 2007а,б) и Печорской плиты, как *C. quenstedti falsum* и *C. quenstedti quenstedti* (Гуляев, 2005; 2007). Результаты изучения кадоцератин из базального нижнего келловоя Южной Германии (Mitta et al., 2015) убедительно показали, что форма, первоначально описанная Квенштедтом как *Ammonites sublaevis* (Quenstedt, 1887, стр. 672, табл. 79, фиг. 7) и впоследствии обозначенная как голотип нового вида *Cadoceras quenstedti* (Spath, 1932, с. 59), на самом деле относится к роду *Bullatimorphites*. Соответственно, среднерусские кадоцератины, близкие или идентичные *C. falsum*, не могут быть отнесены к виду *C. quenstedti*.

Ранее автор данной работы полагал, что присутствие в Европейской России настоящих *C. falsum*, не отличимых по видовым признакам от топотипического материала, маловероятно и наблюдающееся сходство кадоцератин этой группы объясняется параллелизмом. Изучение распределений в морфогенезе по основным видоспецифическим признакам (относительные ширина раковины, ширина оборота и диаметр умбилика, и плотность первичных ребер) показало, что, в целом, среднерусская выборка не отличается от северо-сибирской. К сожалению, среднерусский материал в изученной выборке представлен, в основном, экземплярами, которые доступно измерить лишь на кадиконической и терминальной стадиях, поэтому сравнение его с сибирской выборкой не вполне завершено. Но уже на имеющемся материале можно констатировать значительное их сходство по всем перечисленным признакам, что позволяет сибирские и среднерусские формы относить к одному виду.

В особенности это сходство заметно на фоне других близких по возрасту видов кадоцератин. К небольшим отличиям среднерусских *C. falsum* от сибирских можно отнести следующие: больший максимальный размер терминальной раковины; менее широкие пропорции раковины и поперечного сечения оборотов в первой половине кадиконической стадии; более резкое уменьшение плотности первичных ребер в морфогенезе; незначительное смещение всех морфогенетических стадий вперед. Все эти отличия могут отражать не столько реальные отклонения, сколько качество выборки, поэтому они рассматриваются как несущественные.

**Распространение.** Нижний келловей, зона Anabarensis Северной Сибири и Земли Франца-Иосифа; Арктическая Канада (о. Аксель Хейберг), нижние кадоцерасовые слои; зона Nordenskjöldi Восточной Гренландии, зона Elatmae, биогоризонт *falsum* Европейской России и Крыма.

**Материал.** 4 экземпляра из разреза на р. Адзъва; 9 экземпляров из разрезов восточного берега Анабарского залива (колл. ЯрГПУ, сборы М.А. Рогова 2008 г и Т.М.

Емельянцева 1941 г.); измерения 56 экземпляров из колл. № 177, Геологического музея ИГАБМ СО РАН (Якутск) из разрезов западного берега Анабарского залива сделаны благодаря любезному разрешению В.Г. Князева.

*Cadoceras kniazevi*, sp. nov.

*Cadoceras tchernyschewi*: Князев и др., 2009а, табл. III, фиг. 2; Князев и др., 2010, табл. III, фиг. 1, 2.

Г о л о т и п - экз. № 177/114, (Геологический музей ИГАБМ СО РАН), изображен в работе Князев и др., 2010, табл. III, фиг. 1а,б. Западный берег Анабарского залива, обн. 4, сл. 4, нижний конкреционный прослой. Нижний келловей, зона Anabarensis, биогоризонт *kniazevi*.

О п и с а н и е. Конечная жилая камера полуинволютная, с воронковидным умбиликом, сглаженная или полностью гладкая. Умбликальный перегиб на КЖК гладкий, полого наклоненный. Стадия гладкой раковины у тахиморфных экземпляров начинается при  $D=75-77$  мм, у нормоморфных при  $D=100-115$  мм. Кадиконическая стадия представлена широкой (до 85%, в среднем 75-80%, относительной ширины) раковиной. Морфогенез умбилика градуальный восходящий, начиная  $D=6$  мм.

Стадия высоких оборотов выражена хорошо и находится в интервале  $D=9-28$  мм, с минимальной шириной раковины (экстремум СВО) при  $D=17,5-18$  мм и максимальной относительной высотой оборотов до 1,22. На СВО скульптура не изучена. На кадиконической стадии раковина покрыта грубыми прорзиррадиатными ребрами, при этом двураздельные ребра преобладают над простыми (коэффициент ветвления от 1,9 до 2,2, в среднем 2,03). На умбликальном перегибе ребра превращаются в косые бугорки, которые в конце кадиконической стадии остаются единственным видом скульптуры. Хорошо выраженные буллы отсутствуют.

С р а в н е н и е. Вид рассматривается как филогенетически и стратиграфически промежуточный между *C. falsum* Voronetz и *C. emelianzevi* Voronetz, но морфологически и морфогенетически новый вид ближе к *C. falsum*. На СВО и взрослых оборотах морфогенез умбилика и пропорций поперечного сечения почти не отличим от *C. falsum*, но до  $D=9-10$  мм (стадия первично-широких оборотов) сильно отличается: раковина существенно более инволютная ( $U\% = 21-22\%$ ), чем у *C. falsum* при том же диаметре ( $U\% = 24-33\%$ , в среднем 27%). Наоборот, сходство нового вида с *C. emelianzevi* в морфогенезе умбилика наблюдается только на стадии первично-широких оборотов, после чего раковина

становится существенно более эволютной. Скульптура у большинства экземпляров на кадиконической стадии развивается по типу *C. falsum*.

От *Cadochamoussetia tschernyschewi* (Sok.), к которому чаще всего относят экземпляры данного вида (см. синонимику), *Cadoceras kniazevi* отличается, в первую очередь, наличием стадии гладкой раковины и отсутствием булл на КЖК. К сожалению, в анабарской выборке нет полных конечных жилых камер, но даже у крупных незрелых экземпляров (Князев и др., 2010, табл. 3, фиг. 1) видно, что в конце последнего оборота буллы начинают исчезать (признак, означающий начало фазы гладкой раковины). В выборке вида у трёх взрослых экземпляров половина последнего оборота не содержит скульптуры, а приумбиликальный перегиб является гладким. При том же диаметре настоящие *C. tschernyschewi* уже находятся на терминальной стадии и сохраняют отчетливые буллы в форме запятой вплоть до конечного устья (табл. 4, фиг. 3,4; табл. 82, фиг. 1а). У среднерусских *C. tschernyschewi* даже еще более молодые экземпляры на раннекадиконической подстадии содержат такие же буллы (табл. 4, фиг. 5; табл. 82, фиг. 1в-е) или сильно приподнятые приумбиликальные ребра, в то время как у анабарских форм по всему периметру раковины присутствуют одинаково развитые ребра.

Также отличия между этими видами связаны с формой умбиликальной воронки на взрослых оборотах: у *C. kniazevi* она воронковидная открытая, а у *Cadoch. tschernyschewi* цилиндрическая или даже обратно-воронковидная на КЖК, где наблюдается нависание приумбиликальной стенки. Последняя особенность, в целом, не характерна для анабарских кадоцератин.

**Распространение.** Нижний келловей, зона Anabarensis, биогоризонт *kniazevi* Северной Сибири.

**Материал.** 10 экземпляров из разреза западного берега Анабарского залива, обн. 4, сл. 4 (нижний конкреционный прослой) в колл. № 177, Геологического музея ИГАБМ СО РАН (Якутск). Их изучение оказалось возможным благодаря любезному разрешению В.Г. Князева.

Подрод *Catacadoceras* Bodylevsky, 1960

*Cadoceras*, group 2 (pars.): Imlay, 1953, p. 45

*Cadoceras* (*Catacadoceras*): Бодылевский, 1960, с. 63-64; Callomon, 1984, p. 149.

*Catacadoceras*: Меледина, 1977, с. 90-91; Howarth, 2017, p. 69.

**Типовой вид.** *C. (Cat.) barnstoni* (Meek), изображен в Frebold, 1964, pl. 8, fig. 3; pl. 12, fig. 2. Верхний бат Арктической Канады (р. Маккензи). Первоначально, при

выделении подрода, Бодылевский в качестве типового вида предложил *C. (Cat.) laptevi* Bodyl., (Бодылевский, 1960, стр. 64, табл. I, фиг. 1, табл. II, фиг. 1а, б. Верхний бат Северной Сибири). Этот вид рассматривается здесь, вслед за Пултоном (Poulton, 1987), как младший синоним *C. (Cat.) barnstoni*, поэтому название типового вида изменено в соответствии с изменением его номенклатуры.

**Описание.** Стадия гладкой раковины в морфогенезе поздних оборотов не выражена. Конечная жилая камера покрыта ребрами полностью или в приустьевой части. Вентральная сторона КЖК может быть сглажена, на боковых сторонах ребра всегда присутствуют. Средние и взрослые обороты полуэволютные или полуинволютные, покрыты рельефными и слабо дифференцированными ребрами.

**Видовой состав.** 7 видов: *C. (Cat.) variabile* Spath, *C. (Cat.) barnstoni* (Meek), *C. (Cat.) nageli* (Mitta), *C. (Cat.) infimum* Gulyaev et Kiselev, *C. (Cat.) sakharovi* Mitta, *C. (Cat.) imlayi*, sp. nov., *C. (?Cat.) nordenskjoldi* Callomon

**Сравнение.** Настоящий подрод хорошо отличается от других групп кадоцератин полным отсутствием стадии гладкой раковины в морфогенезе, вследствие чего конечная жилая камера покрыта ребрами вплоть до конечного устья.

**Замечания.** 1. К настоящему времени выделено 16 пригодных таксонов видового или подвидового ранга, которые могут быть отнесены к данному подроду. Из них только 6 видов рассматриваются как валидные, один под вопросом и один выделяется впервые. Остальные рассматриваются как младшие синонимы валидных видов, а названия некоторых из них обозначают морфы, характеризующие направления изменчивости (**табл. 1.7-1**).

Таблица 1.7.1. Перечень пригодных и валидных видов подрода *Cadoceras (Catacadoceras)*.

Первичное написание	год	переопределение
1. <i>Ammonites barnstoni</i> Meek	1859	<i>Cadoceras (Catacadoceras) barnstoni</i>
2. <i>Cadoceras variabile</i> Spath	1932	<i>Cadoceras (Catacadoceras) variabile</i>
3. <i>Cadoceras variabile</i> var. <i>occlusa</i> Spath	1932	<i>Cadoceras (Catacadoceras) variabile</i>
4. <i>Cadoceras (Catacadoceras) laptevi</i> Bodylevsky	1960	<i>Cadoceras (Catacadoceras) barnstoni</i> morpha <i>barnstoni</i>
5. <i>Cadoceras (Catacadoceras) ognevi</i> Bodylevsky	1960	<i>Cadoceras (Catacadoceras) barnstoni</i> morpha <i>ognevi</i>
6. <i>Cadoceras subcalyx</i> Voronez	1962	<i>Cadoceras (Catacadoceras) barnstoni</i> morpha <i>subcalyx</i>
7. <i>Cadoceras subcatostoma</i> Voronez	1962	<i>Cadoceras (Catacadoceras) barnstoni</i> morpha <i>subcatostoma</i>
8. <i>Cadoceras ventroplanum</i> Voronez	1962	<i>Cadoceras (Catacadoceras) barnstoni</i> morpha <i>barnstoni</i>
9. <i>Cadoceras perrarum</i> Voronez	1962	<i>Cadoceras (Catacadoceras) barnstoni</i> morpha <i>perrarum</i>
10. <i>Cadoceras barnstoni</i> var. <i>C. arcuata</i> Frebold	1964	<i>Cadoceras (Catacadoceras) barnstoni</i>
11. <i>Cadoceras nordenskjoldi</i> Callomon	1985	<i>Cadoceras (?Catacadoceras) nordenskjoldi</i>
12. <i>Cadoceras (Catacadoceras) infimum</i> Gulyaev, Kiselev	1999	<i>Cadoceras (Catacadoceras) infimum</i>
13. <i>Paracadoceras keuppi</i> Mitta	2005	<i>Cadoceras (Catacadoceras) infimum</i>
14. <i>Paracadoceras nageli</i> Mitta	2005	<i>Cadoceras (Catacadoceras) nageli</i>
15. <i>Paracadoceras efimovi</i> Mitta	2005	<i>Cadoceras (Catacadoceras) nageli</i> morpha <i>efimovi</i>
16. <i>Cadoceras sakharovi</i> Mitta	2011	<i>Cadoceras (Catacadoceras) sakharovi</i>
17. <i>Cadoceras catostoma</i> (Pomp.) sensu Imlay	1953b	<i>Cadoceras (Catacadoceras) imlayi</i> sp. nov.

Как и большинство кадоцератин, виды *Cadoceras (Catacadoceras)* подвержены широкой изменчивости по большинству признаков раковины, при этом у разных видов

изменчивость может быть однотипной и укладывается в гомологические ряды. Большинство пригодных видов характеризуют лишь типичные морфы этой изменчивости, обусловленные специфическим сочетанием модальностей различных признаков. Некоторые из этих морф обозначены видовыми названиями, которые служат лишь маркировкой морфы, но не имеют таксономического статуса. Ниже охарактеризована изменчивость в категориях морф всех валидных видов, принятых в данной работе (таб. 1.7.2).

Таблица 1.7.2. Валидные виды подрода *Cadoceras* (*Catacadoceras*) и их морфы изменчивости. Указаны лишь те морфы, существование которых подтверждено эмпирически (пустые ячейки могут быть заполнены после получения новых данных). Морфы обозначены названиями синонимов. Названия морф других видов, для которых виды, по которым выделены морфы, не являются синонимами, пишутся в открытой номенклатуре. Сокращение: ТУР - терминальное усиление ребер (во второй половине конечной жилой камеры).

Валидные виды, принятые в данной работе	морфы и их признаки							
	раковина полуэволютная				раковина полуинволютная			
	ребра равномерно выражены по всему терминальному обороту							ТУР
	ребра рельефные				ребра сглаженные			
	слабо дифференцированные ребра		умеренно или высоко дифференцированные ребра					
	<i>ognevi</i>	<i>efimovi</i>	<i>subcalyx</i>	<i>perrarum</i>	<i>subcatorstoma</i>	<i>infimum</i>	<i>nageli</i>	<i>imlayi</i>
<i>C. (Cat.) variabile</i> Spath								
<i>C. (Cat.) barnstoni</i> (Meek)								
<i>C. (Cat.) nageli</i> (Mitta)							+	
<i>C. (Cat.) infimum</i> Gul. et Kis.	cf.			cf.			+	
<i>C. (Cat.) sakharovi</i> Mitta	cf.						cf.	cf.
<i>C. (Cat.) imlayi</i> sp. nov.	cf.		cf.					+
<i>C. (Cat.) nordenskjoldi</i> Call.						cf.		

Морфы гомологической изменчивости найдены не у всех видов данного подрода, что объясняется незначительным имеющимся объемом выборок по каждому виду.

2. В состав подрода включены два вида из нижнего келловея *C. (Cat.) nordenskjoldi* и *C. (Cat.) imlayi*, которые могут иметь вторично приобретенный катакадоцерасовый морфотип, возникший брадигенетически от раннекелловейских *C. (Paracadoceras)*. Об этом свидетельствует своеобразие морфотипа этих видов, в особенности *C. (Cat.) nordenskjoldi*, и слабое проявление или отсутствие в изменчивости этих видов морф, характерных для позднебатских видов.

**Распространение.** Преимущественно верхний бат (зоны *Variabile*, *Calyx*, *Barnstoni*) Панбореальной надобласти (таб. 1.7.3).

Таблица 1.7-3. Географическое и стратиграфическое распространение видов подрода *Cadoceras* (*Catacadoceras*). Серой заливкой показано географическое распространение, t - типовая местность.

стратиграфические подразделения		виды <i>Cadoceras</i> ( <i>Catacadoceras</i> )	Восточная Гренландия	Европейская Россия	Северный Кавказ	Земля Франца-Иосифа	Северная Сибирь	Новосибирские острова	Арктическая Канада	Юкон	Ю. Аляска
Верхний бат	<i>Variabile</i> / <i>Barnstoni</i>	<i>C. (Cat.) variabile</i> Spath	t								
		<i>C. (Cat.) barnstoni</i> (Meek)							t		

		<i>C. (Cat.) nageli</i> (Mitta)		t									
	Calyx	<i>C. (Cat.) infimum</i> Gul. et Kis.		t									
	Bodylevskiy	<i>C. (Cat.) sakharovi</i> Mitta			t								
н. келловей	Nordenskjoeldi / Elatmae	<i>C. (Cat.) imlayi</i> sp. nov.											t
		<i>C. (Cat.) nordenskjoeldi</i> Call.	t										

В верхнем бате катакадоцерасы образуют, как минимум, три сменяющих друг друга комплекса: нижний с *C. (Cat.) variabile*, *C. (Cat.) barnstoni*, *C. (Cat.) nageli* (зона Variabile и ее аналоги); *C. (Cat.) infimum* (зона Calyx и ее аналоги); *C. (Cat.) sakharovi* (зона Apertum и ее аналоги). В нижнем келловее последними представителями рода могут быть *C. (Cat.) nordenskjoeldi* и *C. (Cat.) imlayi* (зона Nordenskjoeldi и ее аналоги).

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

**Табл. 1, фиг. 1,2; табл. 13, фиг. 1,2**

*Ammonites barnstoni*: Meek, 1859, p. 184, pl. 2, fig. 1-3.

*Cadoceras elatmae*: Огнев, 1933, табл. IV, fig. 1-6.

*Cadoceras barnstoni*: Frebold, 1964, p. 14, pl. VIII, fig. 3, pl. XII, fig. 2; Poulton, 1987, p. 54, pl. 24, fig. 1-18; pl. 25, fig. 1-8; pl. 26, fig. 1-18; Князев и др., 2007, табл. I, фиг. 1-3; Князев и др., 2009, табл. II, фиг. 1-3.

*Cadoceras barnstoni* var. *C. arcuata*: Frebold, 1964, p. 15, pl. X, fig. 2.

*Cadoceras (Catacadoceras) laptevi*: Бодылевский, 1960, с. 64, табл. 1, фиг. 1, табл. II, fig. 1.

*Cadoceras (Catacadoceras) ognevi*: Бодылевский, 1960, с. 64-65.

*Cadoceras subcalyx*: Воронец, 1962, с. 51, табл. XX, фиг. 1, 2, 4.

*Cadoceras subcatostoma*: Воронец, 1962, с. 54, табл. XXIV, фиг. 1.

*Cadoceras perrarum*: Воронец, 1962, с. 55, табл. XV, фиг. 1.

*Cadoceras ventroplanum*: Воронец, 1962, с. 54, табл. XXIII, фиг. 1.

*Catacadoceras laptevi*: Меледина, 1977, с. 91; табл. 8, фиг. 4; табл. 15, фиг. 3; табл. 39, фиг. 2.

*Cadoceras (Catacadoceras) barnstoni*: Меледина и др., 1991, табл. 8, фиг. 3; табл. 6, фиг. 2, 3; Меледина, 1999, с. 1399, табл. I, фиг. 1-7; табл. II, фиг. 1-5; Kiselev, 2019, pl. 3, fig. 1, 2.

*Cadoceras (Catacadoceras) perrarum*: Меледина, 1999, с. 1403, табл. II, фиг. 6-8.

Голотип. № 4811 в музее Геологической службы Канады, г. Оттава. Изображен в работе (Frebold, 1964, pl. VIII, fig. 3; pl. XII, fig. 2), p. Маккензи, верхний бат.

Описание. Раковина полуинволютная или полуэволютная. КЖК равномерно покрыта хорошо дифференцированными ребрами, слегка сглаженными на вентральной стороне. Приветральный изгиб ребер не характерен. Поперечное сечение широкое, стадия высоких оборотов не выражена. Вентральная сторона округло-уплощенная на КЖК и округлая на внутренних оборотах.

Размеры в мм и отношения:

№ / экз.	Д	В	Ш	U%	В/Ш
ЯргПУ 6/63 (Низовья р. Лены, мыс Чуча)	69,34	26,93	49,05	28,00	0,55



-	55,32	21,13	34,32	30,31	0,62
-	43,30	15,68	24,17	33,73	0,65
-	33,61	11,79	16,04	33,22	0,74
-	24,94	8,52	9,67	36,97	0,88
-	17,44	7,01	8,41		0,83
ЯрГПУ L 266 (Низовья р. Лены, мыс Чуча)	67,3	25	32	31,2	0,78
-	55	21	24	30,91	0,88
ЯрГПУ 77а (Низовья р. Лены, мыс Чуча)	85,6	24,45	35,5	31,24	0,69
-	69,1	19,76	27,7	33,99	0,71
-	51,6	14,89	16,3	35,6	0,91
-	37,7	9,1	12,2	39,33	0,74

Изменчивость затрагивает относительный диаметр умбилика, выраженность и частоту ребер, наклон и форму ребер на взрослых оборотах и конечной жилой камере. Сочетание изменчивости по этим признакам характеризуют морфы:

*C. (Cat.) barnstoni* морфа *barnstoni* - морфа, соответствующая норме вида. К ней относятся также экземпляры, которые ранее определялись как *Cadoceras laptevi* и все экземпляры, изображенные Фребольдом (Frebold, 1964) и Пултоном (Poulton, 1987) (см. синонимнику), в данной работе - табл. 1, фиг. 1, 2.

*C. (Cat.) barnstoni* морфа *ognevi* - морфа с полуэволютными взрослыми оборотами, покрытыми редкой грубой скульптурой с низким коэффициентом ветвления. Тип изображен в Огнев, 1933, табл. IV, фиг. 3, 4.

*C. (Cat.) barnstoni* морфа *perrarum* - морфа с широкими полуинволютными оборотами, покрытыми редкими и грубыми, хорошо дифференцированными, ребрами на КЖК. Тип изображен в Воронеж, 1962, табл. XV, фиг. 1. Этой же морфе соответствуют экземпляры, изображенные в статьях: Князев и др, 2007, 2009 (см. синонимнику).

*C. (Cat.) barnstoni* морфа *subcalyx* - морфа с широкими полуэволютными оборотами, покрытыми частыми грубыми, хорошо дифференцированными, ребрами, слегка отогнутыми назад на вентральной стороне. Тип изображен в Воронеж, 1962, стр. 51, табл. XX, фиг. 1,2,4. Другие экземпляры: Меледина, 1999, табл. 1, фиг. 5; в данной работе - табл. 13, фиг. 1, 2.

*C. (Cat.) barnstoni* морфа *subcatostoma* - морфа с широкими полуинволютными оборотами, покрытыми частыми и сглаженными, хорошо дифференцированными, резко прорзрадиатными ребрами на КЖК. Тип изображен в Воронеж, 1962, табл. XXIV, фиг. 1; табл. XXV, фиг. 1.

С р а в н е н и е. От стратиграфически эквивалентного *C. (Cat.) variabile* Spath данный вид отличается, в первую очередь, более эволютными оборотами на всех стадиях морфогенеза (рис. 1.6.10) и развитыми ребрами на КЖК. В отличие от *C. (Cat.) nageli* (Mitta) описываемый вид имеет более крупные терминальные размеры и длину КЖК (гл.

**1.3.4., рис. 1.3.7).** Отличия от стратиграфически преемственного *C. (Cat.) infimum* Gul. et Kis. см. в описании последнего.

Распространение. Верхний бат, зона Barnstoni Арктической Канады, Земли Франца-Иосифа, Новосибирских островов и Северной Сибири; зона Variabile Восточной Гренландии.

Материал. 2 экз. из разрезов низовьев р. Лены (из колл. Е.С. Ершовой, разрез не указан), 10 экз. из разреза Чекуровка (р. Лена) (сборы М.А. Рогова).

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

**Табл. 11, фиг. 1-6; табл. 12, фиг. 1, 5; табл. 13, фиг. 3,4; табл. 37, фиг. 1-5**

*Cadoceras (Catacadoceras) aff. barnstoni*: Гуляев, Киселев, 1999а, рис. 2, фиг. 1,2

*Cadoceras (Catacadoceras) infimum*: Гуляев, Киселев, 1999б, с. 87, табл. I, фиг. 1,2; табл. II, фиг. 6; табл. III, фиг. 1,2; Гуляев, 2001, табл. I, фиг. 5а,б; Киселев, Рогов, 2007а, фототабл. II, фиг. 2а-в, фототабл. III, фиг. 3-7.

*Paracadoceras keuppi*: Mitta, 2005; p. S635, pl. 4, fig. 2; pl. 5, fig. 2,3; pl. 8, fig. 3.

*Paracadoceras (Catacadoceras) infimum*: Гуляев, 2011, рис. 2 (частично); Гуляев, 2012, рис. 1 (частично).

Голотип. ЯрГУ, экз. N 2/267. Нижегородская область, пос. Просек. Верхний бат, зона Infimum.

Описание. Умбилик в морфогенезе развивается градуально по восходящему тренду: на ранних и средних оборотах раковина полуинволютная ( $U\%=22-25\%$ ), на взрослых и КЖК полуэволютная ( $U\%=30-40\%$ ). Поперечное сечение оборота низкое на ранних (до  $D=10$  мм) и поздних оборотах, включая КЖК ( $D>45$  мм). Стадия высоких оборотов (СВО) весьма продолжительна и составляет 2,5 оборотов (от 3,5 до 6 оборотов), что соответствует средним оборотам при  $D=10-45$  мм. Форма оборотов округло-овальная или округлая на вентральной и боковых сторонах. Пупковая стенка низкая и пологая, пупковый перегиб округлый.

Скульптура характерна для всех стадий морфогенеза, стадия гладкой раковины отсутствует. На ранних оборотах и СВО ребра слабо дифференцированные, двураздельные или простые, в соотношении 2:1 или 3:1, слегка наклоненные и слабо изогнутые в сторону устья. На КЖК ребра более дифференцированные из-за присутствия трехраздельных и вставных ребер. В привентральной части КЖК скульптура слегка сглажена, на боковых и приумбиликальном перегибе более рельефная.

Размеры в мм и отношения:

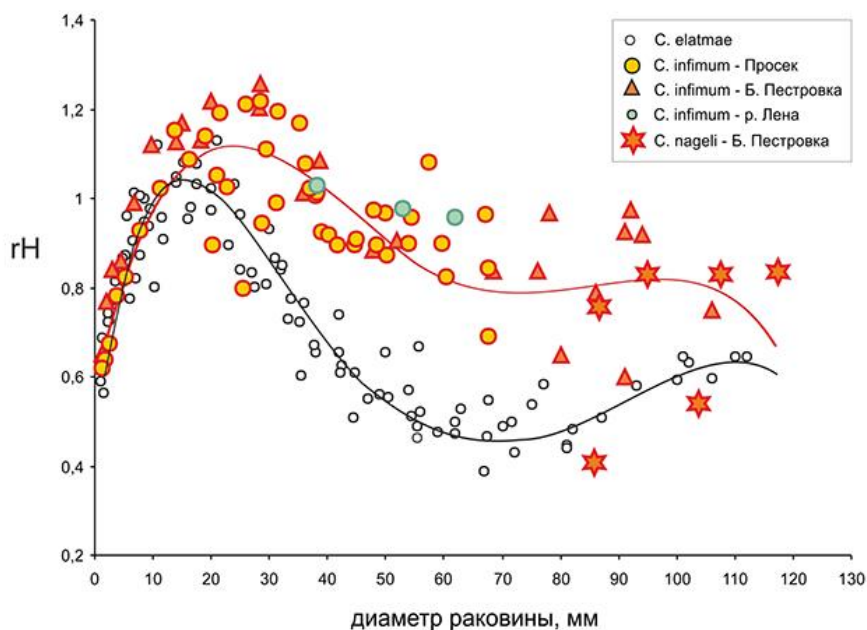
№ / экз.	Д	В	Ш	U%	В/Ш
ЯрГПУ Пр2-50 (Просек)	67,2	28	29	30,65	0,97
-	57,4	24	22,2	31,53	1,08
ЯрГПУ Пр2-52 (Просек)	53,83	21,74	24,15	28,59	0,90
-	41,76	16,87	18,84	31,01	0,90
-	31,25	12,28	12,41	32,67	0,99
-	22,62	8,99	8,76	30,38	1,03
-	16,12	6,76	6,22	29,09	1,09
-	11,25	4,92	4,80	26,77	1,02
-	7,78	1,84	1,98	26,89	0,93
ЯрГПУ Пр2-53 (Просек)	45	19,3	21,2	29,11	0,91
-	39	17	18,4	28,72	0,92
ЯрГПУ Пр2-55 (Просек)	48	19	19,5	34,38	0,97
-	38	15,2	15,1	35,00	1,01
ЯрГПУ Пр2-54 (Просек)	50,2	19,5	22,3	32,47	0,87
-	40,2	15	16,3	32,34	0,92
-	29,5	12,2	11	30,51	1,11
-	21	8	7,6	30,00	1,05
ЯрГПУ Пр2-51 (Просек)	38,3	15,5	15,3	31,33	1,01
-	31,5	13,5	11,3	28,57	1,19
ЯрГПУ Пр2-63 (Просек)	35,3	14,4	12,3	31,16	1,17
ЯрГПУ Пр2-59 (Просек)	36,2	14	13	30,94	1,08
-	28,8	12,3	13	30,21	0,95
ЯрГПУ Пр2-58 (Просек)	25,4	9,6	12	43,31	0,80
-	20,3	8,5	9,5	34,98	0,89
ЯрГПУ 2-627 - голотип (Просек)	67,6	24,1	34,8	34,02	0,69
-	59,7	23,7	26,4	30,65	0,90
ЯрГПУ 6/59 (Б. Пестровка)	67,5	27	32	30,07	0,84
-	48,5	24,01	26,78	33,73	0,90
-	37	15,73	15,38	33,04	1,02
-	28,5	14,96	12,28	27,97	1,22
-	19	9,41	8,26	25,02	1,14
-	13,7	7,94	6,88	28,65	1,15

Изменчивость проявляется в присутствии нескольких разновидностей, которые описываются здесь в качестве морф. Типичная разновидность *C. (Cat.) infimum* morpha *infimum* встречается в подавляющем числе случаев (табл. 11, фиг. 1-6, табл. 12, фиг. 4). Гораздо реже в выборке можно встретить редко- и груборебристую разновидность *C. (Cat.) infimum* morpha cf. *ognevi* (табл. 12, фиг. 1) и вздутую груборебристую морфу *C. (Cat.) infimum* morpha cf. *perrarum* (табл. 12, фиг. 5). Последняя раньше определялась нами как *Cadoceras calyx* Spath (Киселев, Рогов, 2007а), но после ознакомления с выборкой топотипов этого вида из В. Гренландии от прежнего определения пришлось отказаться. К этому решению также привели консультации с другими специалистами (В.Г. Князев, Дж. Калломон). В частности, Дж. Калломон (в письме) отмечает, что данный экземпляр отличается от кадоцератин из фаунистического горизонта 23-*vardekloeftensis* В. Гренландии, из которого происходит *C. calyx*, и наиболее близок кадоцератинам из фаунистического горизонта 22 - *peramplus*. По его мнению, наибольшим сходством с этой формой обладает *Cad. perrarum* Voronetz. Поскольку этот вид рассматривается здесь как младший синоним *C. barnstoni*, характеризующий наиболее груборебристую и вздутую его

разновидность, обсуждаемый экземпляр определяется в таком же ключе как морфа *C. (Cat.) infimum*.

Сравнение. От более древних представителей подрода *C. (Catacadoceras)*, таких как *C. (Cat.) barnstoni* (Meek) и *C. (Cat.) nageli* (Mitta) данный вид отличается следующими особенностями: 1) наличием выраженной СВО (рис. 1.6.13, 1.6.15), которая у сравниваемых видов почти не проявляется в морфогенезе и В/Ш редко достигает значения 1 на средних оборотах (рис. 1.6.13). 2) менее рельефной скульптурой, в особенности по сравнению с груборебристыми морфами, такими как *C. (Cat.) barnstoni* морфа *subcalyx* Voronetz (табл. 13, фиг. 1,2). 3) градуальным и восходящим морфогенезом умбилика, в следствие чего на СВО у него обороты в среднем менее эволютные по сравнению с *C. (Cat.) barnstoni*, а на КЖК и взрослых оборотах более эволютные (рис. 1.6.10).

От более молодых *C. (Paracadoceras) ex gr. elatmae* вид отличается на уровне подродов, в первую очередь более ребристой КЖК и большей продолжительностью СВО.



**Рис. 1.7.2.** Сравнительный морфогенез *Cadoceras (Catacadoceras) infimum* Gulyaev et Kiselev верхнего бата Среднего Поволжья и Северной Сибири по относительной высоте оборота (rH). Для сравнения приведена диаграмма распределения *C. elatmae* (Nik). В качестве морфогенетического хронометра использован диаметр раковины.

З а м е ч а н и я . 1. После того, как из алатырских разрезов (I-IV, по Mitta, 2005) был описан комплекс верхнебатских кадоцератин *Paracadoceras keuppi* Mitta и *P. nageli* Mitta (в данной работе они относятся к подроду *Cadoceras (Catacadoceras)*), возникла проблема их идентификации относительно ранее описанного *C. (Cat.) infimum* из разреза Просек. Вид из разреза Просек выделен по голотипу без КЖК и паратипу с деформированной КЖК и сохранившимся конечным устьем (Гуляев, Киселев, 1999б), а дальнейшие исследования разреза увеличили выборку лишь незрелых экземпляров этого вида. Наоборот, виды из алатырских разрезов (Большая Пестровка, Репьевка, Любимово - по Киселев, Рогов, 2007б), выделены по голотипам и паратипам, сохранившим конечную жилую камеру, Поэтому,

несмотря на то, что оба аммонитовых комплекса из обоих разрезов являются изохронными (зона Calyx), их таксономическое соответствие друг другу дискуссионно.

Изучение морфогенеза различных признаков по экземплярам макроконховых кадоцератин из разрезов Просек (табл. 11, фиг. 2-6) и Б. Пестровка (табл. 11, фиг. 1а-е) показало полное тождество видов *C. (Cat.) infimum* и *C. (Cat.) keurpi*. Они обладают единым морфогенетическим трендом как по пропорциям поперечного сечения (рис. 1.6-13), так и по относительному размеру умбилика (рис. 1.7.2), при этом морфогенетическая дистанция между ними существенно меньше, чем у других видов той же филологии. Сравнение экземпляров из обоих разрезов также показывает их тождество и по скульптуре. Таким образом, с большой долей вероятности *C. (Cat.) keurpi* можно рассматривать как младший синоним *C. (Cat.) infimum*.

Другой вид из алатырских разрезов - *C. (Cat.) nageli*, (вместе с *C. (Cat.) efimovi*, рассматриваемом здесь как его синоним, выделенный по брадиморфному экземпляру), найденный стратиграфически ниже в разрезе Б. Пестровка, принимается как самостоятельный вид. Он весьма близок к приблизительно изохронному *C. (Cat.) barnstoni*, и имеет заметные отличия на КЖК от *C. (Cat.) infimum*, как по форме оборотов, так и по скульптуре. Тем не менее, полноценное сравнение обоих видов на всех стадиях морфогенеза пока невозможно из-за недостатка материала по *C. (Cat.) nageli*.

2. После обнаружения кадоцератин в верхнем бате Центральной России, *C. (Cat.) infimum* был также найден в разрезах на р. Пижма Печорской плиты (Гуляев, 2005) и определен в комплексе аммонитов зоны Calyx Восточной Гренландии (Гуляев, 2011, 2012). Есть основания считать, что этот вид распространен и в других регионах Арктики, в частности в низовьях р. Лены, где (мыс Чуча) найдено два экземпляра описываемого вида (табл. 13, фиг. 3,4), ранее хранившиеся в коллекции Е.С. Ершовой в той же выборке, что и *C. (Cat.) barnstoni* (табл. 13, фиг. 1). К сожалению, в этикетках не содержится указаний на слой, поэтому о стратиграфических привязках этих экземпляров остается только гадать. Можно лишь предположить, что скорее всего оба экземпляра происходят из более высоких слоев разреза мыса Чуча, чем те слои, откуда происходит голотип *Cadoceras subcalyx* Voronetz (Воронец, 1962, табл. XX, фиг. 1, 2, 4).

Р а с п р о с т р а н е н и е . Верхний бат, зона Calyx, биогоризонт *infimum* Центральной России (Нижегородская обл, респ. Чувашия, респ. Мордовия), Печорского Севера, Восточной Гренландии, Северной Сибири (низовья р. Лены).

М а т е р и а л . 13 экз. из разреза Просек, 2 экз. из разреза Большая Пестровка, 1 экз. из разреза Чуча низовьев р. Лены (из колл. Е.С. Ершовой).

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

*Cadoceras catostoma*: Imlay, 1953b, p. 82, pl. 34, фиг. 1,2,4,5,7,11-14.

Голотип. USNM экз. № 108054а. Изображен в Imlay, 1953b, pl. 34, фиг. 12, 14. Южная Аляска, полуостров Инискин, формация Чинитна, разрез 2921 (87).

Описание. Раковина полуэволютная на средних и поздних оборотах. Ребра хорошо дифференцированы на взрослых оборотах. Конечная жилая камера содержит хорошо развитую скульптуру в начальной и терминальной части. Вблизи конечного устья наблюдается терминальное усиление ребер.

Сравнение. От большинства позднебатских видов катакадоцерасов (*C. (Cat.) variabile* Spath, *C. (Cat.) barnstoni* (Meek), *C. (Cat.) nageli* (Mitta), *C. (Cat.) infimum* Gul. et Kis.) новый вид отличается сильным ослаблением ребристости на средней части конечной жилой камеры и усилением ее вблизи терминального устья. Этим он близок поздним видам данного подрода - *C. (Cat.) sakharovi* Mitta, *C. (?Cat.) nordenskjoldi* Callomon. От первого из них новый вид отличается менее широкой раковиной на взрослых оборотах и слабо выраженной скульптурой, от второго - менее дифференцированными ребрами и их формой.

Замечания. Экземпляры типовой серии вида в работе Имлея были определены как *Cadoceras catostoma* Pompekj. Как справедливо указал Дж. Калломон (Callomon, 1984, p. 159), лектотип вида Помпецкого, вероятно, является микроконхом, морфологические признаки которого не несут видоспецифических особенностей, поэтому его название "лучше оставить как *poepen dubium*". Изучение лектотипа показало, что он действительно является микроконхом, поскольку содержит КЖК и финальное сгущение межсептальных расстояний в сочетании с микроконховым габитусом (табл. 20, фиг. 3). Между тем, макроконхи, изображенные Имлеем, имеют очень выразительный катакадоцерасовый морфотип, отличающийся от остальных известных видов этого подрода, что позволяет его рассматривать как самостоятельный вид.

Распространение. Базальный нижний келловей Южной Аляски. Несмотря на то, что стратиграфические данные по распространению аммонитов Южной Аляски в работе Имлея крайне противоречивы и схематичны, известно, что все находки данного вида встречены в тех же слоях формаций Чинитна и Шелихова, что и нижнекелловейские *C. (Paracadoceras)*. В этой связи любые гипотезы о распространении этого вида в верхнем бате не имеют эмпирического обоснования.

Подрод *Paracadoceras* Crickmay, 1930

*Cadoceras (Paracadoceras) anabarense* Bodylevsky, 1960

**Табл. 18, фиг. 1,2; табл. 19, фиг. 1,2**

*Cadoceras (Paracadoceras) anabarense*: Бодылевский, 1960, с. 70, табл. IV, фиг. 3а,б; Меледина, 1977, стр. 74-78, табл. 21, фиг. 1, табл. 22, фиг. 1а,б, табл. 23, фиг. 1, табл. 24, фиг. 1; Меледина и др., 1979, с. 31, табл. 1, фиг. 1.

*Cadoceras cf. multiforme*: Бодылевский, 1960, табл. VIII, фиг. 1а,б.

*Cadoceras subtenuicostatum*: Воронеж, 1962, с. 53, 54, табл. XVII, фиг. 1-3, табл. XXV, фиг. 2а,б.

*Cadoceras (Paracadoceras) cf. anabarense*: Ефимова и др., 1968, табл. 107, фиг. 1.

*Cadoceras (Streptocadoceras) subtenuicostatum*: Меледина, 1977, с. 84-86, табл. 12, фиг. 3, табл. 15, фиг. 1, табл. 16, фиг. 2, табл. 39, фиг. 1.

*Cadoceras anabarense*: Князев и др., 2006, табл., фиг. 1; Князев и др., 2007, табл. II, фиг. 1, 2.

*Cadoceras elatmae*: Меледина, 1977, табл. 16, фиг. 1, табл. 17, фиг. 1, табл. 20, фиг. 1; Князев и др., 2009, табл. II, фиг. 1 (только).

Голотип изображен в статье Бодылевского (1960, табл. IV, фиг. 3а,б). Нижний келловей Анабарского залива.

**О п и с а н и е**. Конечная жилая камера от 100 до 120 мм в диаметре, полуинволютная, с гладкими вентральной стороной и приумбиликальной стенкой и воронковидным умбиликом. Умбиликальный перегиб на КЖК острый, покрыт слабыми и частыми bullae (27-34 на оборот), сохраняющимися вплоть до приустьевого пережима, или исчезающими несколько раньше. Стадия высоких оборотов находится в интервале  $D=11-27$  мм с минимальной шириной раковины (экстремум СВО) при  $D=21-22$  мм. При  $D=27-30$  мм начинается кадиконическая стадия, экстремум которой (максимальная ширина раковины) приходится на  $D=82-83$  мм. На СВО и кадиконической стадии раковина покрыта прорзиратными ребрами, при этом на СВО двураздельные ребра чередуются с простыми (коэффициент ветвления 1,5), а кадиконической стадии преобладают двураздельные (коэффициент ветвления около 2). Плотность скульптуры мало меняется в морфогенезе: по средним значениям от 36 ребер на оборотах СВО до 30 ребер на терминальном обороте. На КЖК происходит слабое разворачивание умбиликальной спирали и ширина раковины понижается на 10-12%.

**Размеры в мм и отношения:**

N / экз.	Д	В	Ш	U%	В/Ш
ЯрГПУ 634 (Анабарский залив)	50,14235	18,38	28,5	29,91	0,64
-	39,64413	16,21	19,15	29,49	0,85
-	30,19573	11,81	12,78	29,05	0,92
-	22,54448	9,52	8,569	26,83	1,11
-	15,85409	7,12	6,17	27,16	1,15
-	10,78292	4,61	4,47	29,37	1,03
-	7,564869	3,17	3,45	29,84	0,92

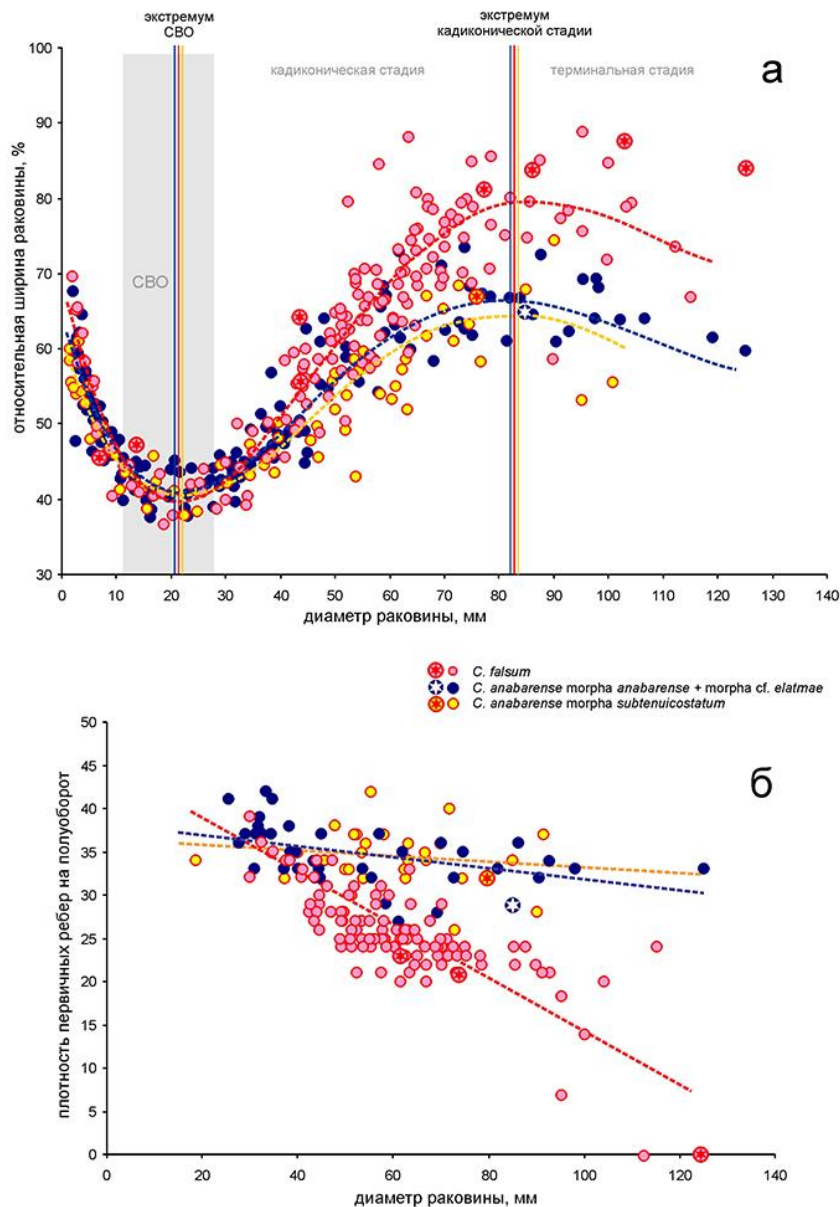
-	5,461569	2,21	2,63	26,96	0,84
-	3,835017	1,72	2,09	26,32	0,82
ЯрГПУ 1163/9-1 (Анабарский залив)	49,68	19,66	27,71	29,39	0,71
-	38,9	15,81	16,96	27,59	0,93
-	29,03	12,19	12,99	28,25	0,94
-	20,61	8,3	8,51	26,95	0,98
-	14,69	6,62	6,08	23,47	1,09
-	9,9	4,6	4,55	22,64	1,01
-	6,57	3,07	3,28	24,29	0,94
-	4,41	1,99	2,33	25,21	0,85
-	2,92	1,19	1,58	35,25	0,76
-	1,99	0,65	1,1	32,95	0,59
-	1,58	0,69	0,92		0,75
ГМ ИГАБМ 177\22 (Анабарский залив)	92,6	40,5	57,7	30,67	0,7
-	86,2	31,6	55,7	28,07	0,57
-	70	28,4	43,8	25,71	0,65
-	57,2	24,1	33,5	25	0,72
ГМ ИГАБМ 177\42 (Анабарский залив)	125	48,2	74,7	154,98	0,64
-	98	36,4	66,8	183,52	0,54
-	81,8	32,2	54,7	169,88	0,59

Изменчивость. Анализ изменчивости в популяции *C. anabarensis* позволяет выделить несколько внутривидовых морф, из которых некоторые могут быть ошибочно рассматриваться как самостоятельные виды. Они будут обозначены в рамках концепции внутривидовых морф изменчивости:

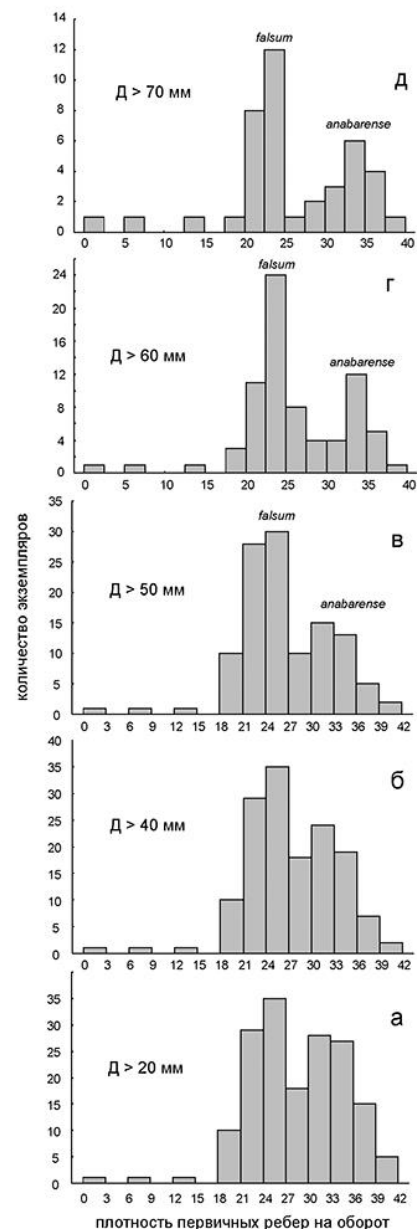
*C. anabarensis morpha anabarensis* - номинальная морфа, составляющая около 39% выборки вида в разрезах Анабарского залива (табл. 19, фиг. 1,2). Характеризуется средними характеристиками по основным признакам, а также умеренно развитой скульптурой, которая сохраняется вплоть до конечного устья в виде булл (табл. 18, фиг. 1). Экземпляры, изображенные в литературе: Бодылевский, 1960, стр. 70, табл. IV, фиг. 3а,б; Меледина, 1977, стр. 74-78, табл. 21, фиг. 1, табл. 22, фиг. 1а,б, табл. 23, фиг. 1, табл. 24, фиг. 1; Князев и др., 2006, табл., фиг. 1.

*C. anabarensis morpha subtenuicostatum* - разновидность с более изящным морфотипом - в среднем менее высокой раковиной и частой ребристостью. На конечной жилой камере скульптура может быть почти сглажена, но все равно сохраняется в виде еле заметных булл (табл. 18, фиг. 2). Составляет около 44% выборки вида. Экземпляры, изображенные под названием *C. subtenuicostatum* - Воронец, 1962, стр. 53, 54, табл. XVII, фиг. 1-3, табл. XXV, фиг. 2а,б; Меледина, 1977, стр. 84-86, табл. 12, фиг. 3, табл. 15, фиг. 1, табл. 16, фиг. 2, табл. 39, фиг. 1; под названием *Cadoceras anabarensis* - Князев и др., 2007, табл. II, фиг. 1, 2.





**Рис. 1.7.3.** (слева) Сравнительный морфогенез видоспецифических признаков макроконховых кадоцератин из базального нижнего келлоя (зона Anabarense) Анабарского залива (Северная Сибирь).



**Рис. 1.7.4.** (справа) Распределение экземпляров макроконховых кадоцератин из зоны Anabarense Северной Сибири по плотности первичных ребер при различном диаметре раковины. При изучении всей выборки (фиг. а) распределение является почти однородным или слабо дискретным; при изучении выборки более крупных экземпляров (фиг. б-д) дискретность распределения увеличивается и становится максимальной для самых крупных экземпляров (фиг. д). номенклатурные типы.

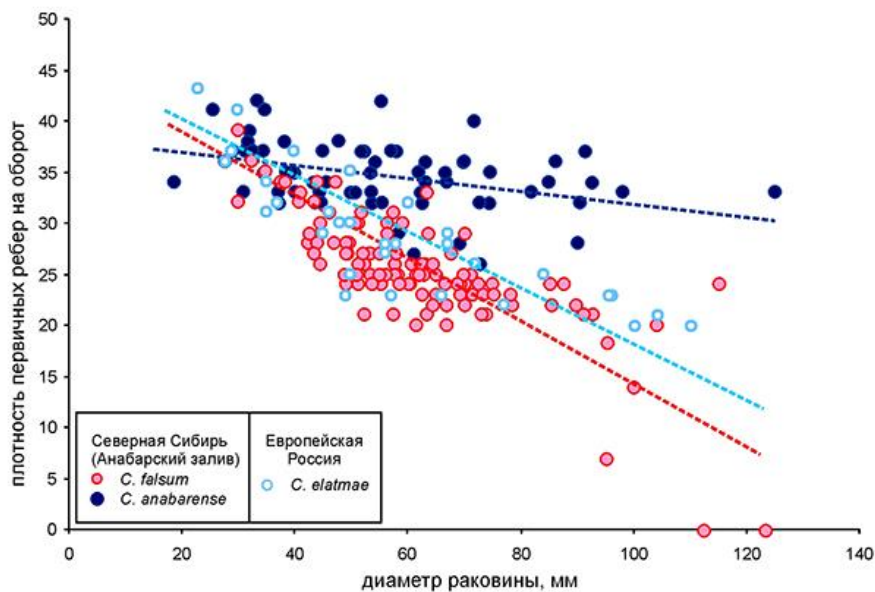
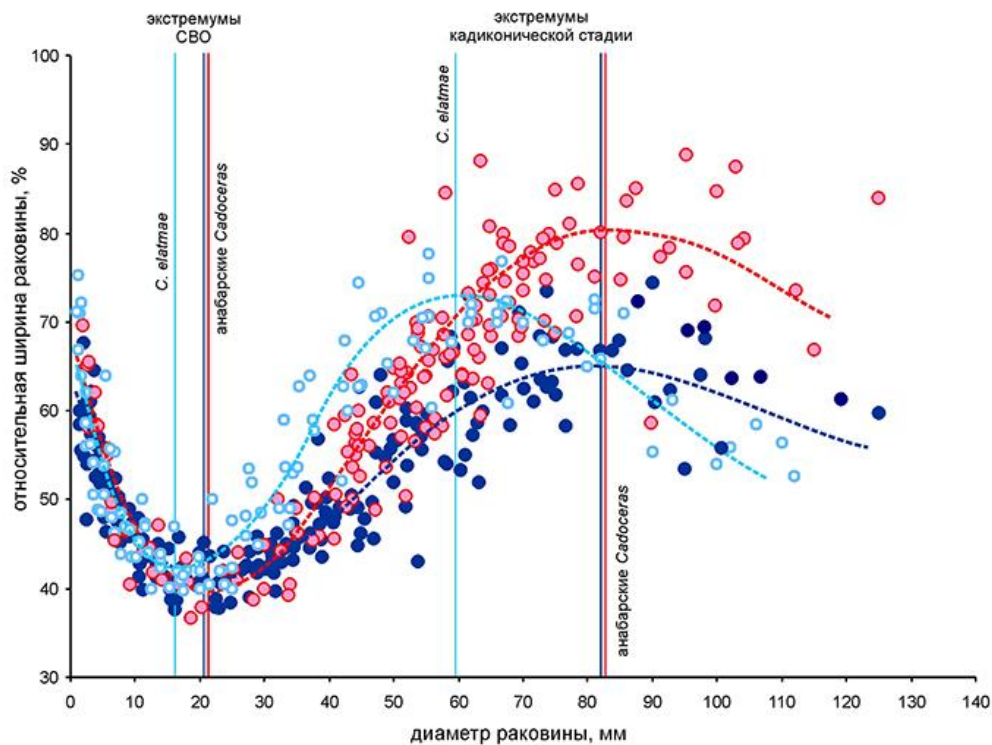
*C. anabarense morpha cf. elatmae* - редкорребристая разновидность с относительно более широкой раковиной. Составляет около 15% выборки вида. Сходство этой морфы с *C. elatmae* наблюдается только на отдельных стадиях морфогенеза, в меньшей степени на раннекадиконической подстадии и терминальной стадии. Экземпляры, изображенные в

публикациях под названием *C. elatmae*: Меледина, 1977, табл. 16, фиг. 1, табл. 17, фиг. 1, табл. 20, фиг. 1; Князев и др., 2009, табл. II, фиг. 1.

Сравнение. На СВО и более ранних стадиях развития вид не отличается от других одновозрастных видов, выделенных в базальном нижнем келловее Северной Сибири - *Cadoceras subtenuicostatum* Voronetz и *C. falsum* Voronetz (рис. 1.7.3). На кадиконической стадии *C. anabarense* и *C. subtenuicostatum* не отличаются по основным видоспецифическим признакам - ширине раковины и плотности ребер, и одинаковой мере они отличаются от *C. falsum* - меньшей шириной раковины и большей плотностью ребер. Те же отличия между ними сохраняются и на КЖК. В этой связи *C. subtenuicostatum* рассматривается как младший синоним *C. anabarense* (см. синонимику).

Между тем, *C. anabarense* и *C. falsum* имеют признаки близкого родства и происхождения от одних и тех же арктических предков. К этим признакам относятся, в первую очередь, общий стиль морфогенеза раковины и положение границ морфогенетических стадий. В частности, границы и экстремумы СВО и кадиконической стадии у них совпадают и одинаково отличаются от среднерусских видов. С позиции концепции биовидов Калломона оба вида можно рассматривать как разновидности одного вида. Более изящная морфа относится к типичным *C. anabarense*, а вздутая и груборебристая к *C. falsum*. Тем не менее, во ведущих признаках между этими видами наблюдается статистически подтверждаемые различия - дискретное распределение (с небольшим числом переходных форм) наблюдается на кадиконической стадии - как по ширине раковины (рис. 1.7.3-а), так и по плотности ребер (рис. 1.7.3-б). Дискретность распределения увеличивается с морфогенетическим возрастом экземпляров, т.е. на взрослых оборотах, в особенности по плотности ребер (рис. 1.7.4), при этом часторебристый пик частоты (33-37 ребер) соответствует *C. anabarense*, а редкоребристый (20-25 ребер) - *C. falsum*. Поэтому эти виды по имеющимся данным преждевременно рассматривать как вариации одного вида.

*C. anabarense* на средних оборотах нередко определяют как *C. elatmae* (см. синонимику). Наибольшее сходство между ними по ширине раковины наблюдается на ранних оборотах и СВО (до  $D=30$  мм), и при  $D=60-80$  мм. По плотности ребер эти виды близки только на ранних оборотах. Наибольшее сходство с *C. elatmae* имеют редкоребристые и вздутые вариации *C. anabarense*, однако это сходство, как показано выше, является поверхностным, обусловленным параллельным развитием среднерусских и сибирских кадоцератин.



**Рис. 1.7.5.** Сравнительное распределение экземпляров макроконховых кадоцератин *Cadoceras anabarensis* Bodyl. и *C. falsum* Voronetz из базального нижнего келловоя (зона Анабарского залива (Северная Сибирь) и *C. elatmae* (Европейская Россия) по относительному диаметру умбилика.

Между обоими видами наблюдаются выраженные, статистически обусловленные, различия по ширине раковины (рис. 1.7.5-а), плотности ребер (рис. 1.7.5-б), относительном диаметре умбилика (рис. 1.6.4) и относительной высоте оборотов (рис. 1.6.6). У *C. elatmae* границы и экстремумы морфогенетических стадий смещены вглубь морфогенеза относительно *C. anabarensis*, вследствие чего и СВО и кадиконическая стадия начинается раньше. Из-за этого ширина раковины у *C. elatmae* на кадиконической стадии при  $D=30-60$  мм больше, относительная высота оборотов меньше, а скульптура реже. На конечной жилой камере оба вида также отличаются разной плотностью булл и их рельефностью. И в

целом все анабарские кадоцератины отличаются в среднем более инволютной раковиной (рис. 1.6.4).

Наиболее близки или даже идентичны данному виду *Cadoceras* (*Paracadoceras*) Южной Аляски - *C. multiforme* Imlay и *C. glabrum* Imlay. В первую очередь они близки высокой плотностью ребер вплоть до КЖК (рис. 1.6.3), что позволяет их отличать от бореально-атлантических аналогов. Отличия между сибирскими и аляскинскими видами носят частный характер, что позволяет полагать их происхождение из общей филолинии. *C. multiforme* отличается по голотипу сильным сглаживанием КЖК (Imlay, 1953, pl. 42, fig. 8), вследствие чего приумбиликальные буллы сохраняются только в начале терминального оборота. Не исключено, что этот признак неустойчив, однако по выборке Имлея это выяснить невозможно.

*C. glabrum* имеет более устойчивые и статистически подтвержденные отличия от *C. anabarensis* и характеризуется менее инволютной раковиной на разных стадиях морфогенеза, сравнимой с наименее эволютными раковинами *C. elatmae* (рис. 1.6.17). У *C. anabarensis* большая часть выборки располагается в области более низких значений относительного диаметра умбилика (рис. 1.6.4).

На средних оборотах некоторые экземпляры данного вида имеют большое сходство с *C. apertum* Call. et Birk. (Callomon, 1985, pl. 2, pl. 3, fig. 1-6), поэтому ранее сибирские специалисты полагали, что *C. anabarensis* является старшим синонимом *C. apertum* (Князев и др., 2006, с. 105). Изучение выборки *C. apertum* в гренландской коллекции Дж. Калломона показало, что этот вид сильно отличается от *C. anabarensis* как в морфогенезе, так и на терминальном обороте. В частности, последний у большинства экземпляров инволютный и полностью гладкий (табл. 22, фиг. 1,2; табл. 23, фиг. 1,2), что характерно для группы *C. calyx*, и совсем не свойственно для КЖК *C. anabarensis* (табл. 18, фиг. 2). Экземпляры, подобные голотипу *C. apertum* (Callomon, 1985, pl. 2), у которых заметно вторичное возобновление булл вблизи устья, мало характерны для выборки данного вида.

**Распространение.** Нижний келловей, зона *Anabarensis* Северной Сибири и Земли Франца-Иосифа.

**Материал.** 11 экземпляров из разрезов восточного берега Анабарского залива (колл. ЯрГПУ, сборы М.А. Рогова 2008 г и Т.М. Емельянцева 1941 г.); 6 экз. из разрезов у пос. Чекуровка (сборы М.А. Рогова); измерения 36 экземпляров из колл. № 177, Геологического музея ИГАБМ СО РАН (Якутск) из разрезов западного берега Анабарского залива сделаны благодаря любезному разрешению В.Г. Князева.

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

*Cadoceras frearsi*: Князев и др., 2009, табл. I, фиг. 1; Князев и др., 2010, табл. I, фиг. 1-3.

Название вида от ψευδής (*греч.*) - ложный и *frearsi* – видового названия.

Г о л о т и п - ГМ ИГАБМ СО РАН, экз. № 177/722; восточный берег Анабарского залива, обн. 109, основание пачки 44 (изображен в Князев и др., 2009, табл. I, фиг. 1). Нижний келловей, зона *Anabarensis*, биогоризонт *pseudofrearsi pseudofrearsi*.

О п и с а н и е. Раковина с градуальным восходящим морфогенезом умбилика, до 120-150 мм в диаметре, полуэволютная на КЖК, полуинволютная в конце кадиконической стадии и инволютная в начале этой стадии. Убиликальная воронка слабоступенчатая, с широким углом; умбиликальная стенка пологая, переходит в боковые стороны с округлым перегибом на терминальном обороте и приостренным перегибом на кадиконической стадии. Поперечное сечение в начале кадиконической стадии изометрическое, в конце кадиконической стадии - широкое. Стадия высоких оборотов не изучена.

Скульптура состоит из невысоких, иногда сильно сглаженных ребер, слабо дифференцированных на средних оборотах (коэффициент ветвления около 1,5), и хорошо дифференцированных - на поздних (КВ=2-2,5). Ребра прорзиррадиатные, прямые, хорошо выражены на кадиконической стадии, на терминальном обороте исчезают и замещаются буллами. Последние редко сохраняются до конечного устьевого края, чаще всего они сохраняются в начале или до середины КЖК, а потом сглаживаются. Соответственно, фаза гладкой раковины на КЖК занимает, в среднем, половину или чуть больше половины оборота.

Размеры в мм и отношения:

N / экз.	Д	В	Ш	U%	В/Ш
ГМ ИГАБМ 177/252 (Анабарский залив, обн. 109, пачка 44, подошва)	111	46	90,4	25,97	0,51
	91,2	33,8	75,7	26,43	0,45
	60,9	26,9	54,7	22,5	0,49
	50,3	20,8	39,4	22,27	0,53
ГМ ИГАБМ 177/716 (Анабарский залив, обн. 109, пачка 44, подошва)	62,9	23,4	40	25,12	0,59
	51,8	21,1	32,8	22,39	0,64
ГМ ИГАБМ 177/332 (Анабарский залив, обн. 109, пачка 44, подошва)	90,1	33,8	62,7	32,08	0,54
	74,1	27,2	48,3	28,74	0,56
ГМ ИГАБМ 177/717 (Анабарский залив, обн. 109, пачка 44, подошва)	47,6	18,5	28,8	25,21	0,64
	40,6	16,6	22,1	22,41	0,75
ГМ ИГАБМ 177/719 (Анабарский залив, обн. 109, пачка 44, подошва)	45,5	18,7	20,8	25,05	0,9
	36,8	14,7	15,6	25,27	0,94
ГМ ИГАБМ 177/722 (Анабарский залив, обн. 109, пачка 44, подошва)	121	48	66	30,32	0,73
	82,3	31,8	51,1	25,27	0,62
ГМ ИГАБМ 177/2 (Анабарский залив, об. 109, пачка 44, 3,7 м)	94,8	38,1	57,9	28,38	0,66
	78,5	32,8	51,3	26,24	0,64
	58,4	22,9	37,1	23,97	0,62
	48	21,6	27,2	23,75	0,79

ГМ ИГАБМ 177/715 (Анабарский залив, об. 109, пачка 44, 3,7 м)	69,8	26,9	46,5	29,51	0,58
	58,4	24,1	40,6	25,68	0,59
ГМ ИГАБМ 177/718 (Анабарский залив, об. 109, пачка 44, 3,7 м)	43,9	20,2	30,1	21,64	0,67
	35,3	16,1	25,3	26,35	0,64
ГМ ИГАБМ 177/601 (Б. Бегичев, об. 503, сл. 1)	81,3	31,1	43,3	29,77	0,72
	70,3	28,3	34,4	27,45	0,82
ГМ ИГАБМ 177/602 (Б. Бегичев, об. 503, сл. 1)	109	41,7	63,7	27,99	0,65
	92	34,1	51,4	29,67	0,66
ГМ ИГАБМ 177/603 (Б. Бегичев, об. 503, сл. 1)	74,6	31,2	43,7	26,81	0,71
	36,3	14,8	16,9	25,62	0,88
ГМ ИГАБМ 177/604 (Б. Бегичев, об. 503, сл. 1)	157	54	74	32,36	0,73

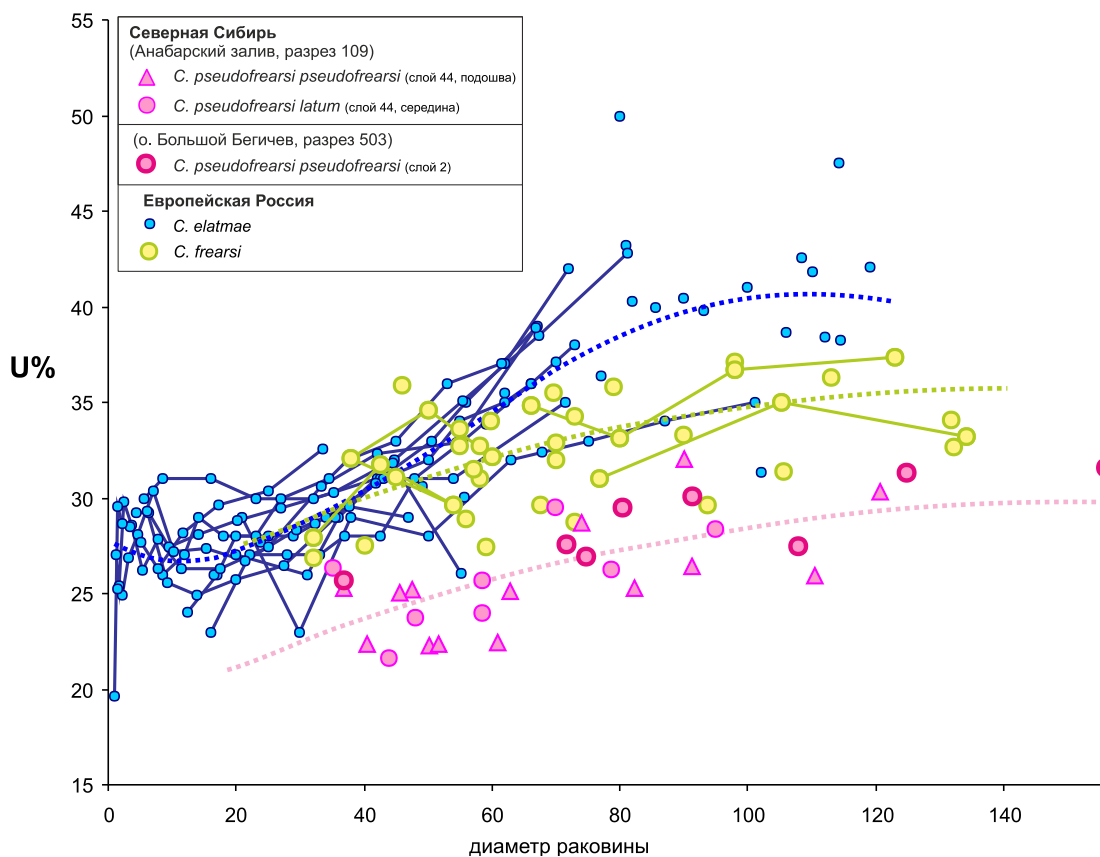
Изменчивость проявляется по всем признакам, но наиболее заметно в степени сглаживания ребер на взрослых оборотах и КЖК: от незначительной до полной, так что иногда раковина становится почти гладкой даже на фрагмоконе, который обычно является ребристым. На КЖК вариабельна продолжительность фазы гладкой раковины, которая может охватывать небольшую часть терминального оборота, половину оборота или весь оборот.

По относительной ширине раковины изменчивость так же весьма велика (коэффициент вариации 14,7%), при этом выделяются дискретные разновидности с высокой и низкой раковиной (**рис. 1.7.8.**). У первых ОШР находится в диапазоне 40-60% (среднее значение 52%), а у вторых - 54-90% (среднее значение 68%).

Сочетание различных состояний изменчивости по нескольким признакам позволяет выделить следующие хроноподвиды:

*C. pseudofrearsi pseudofrearsi* - ранний подвид с более высокой раковиной, широким углом умбиликальной воронки и сглаженной скульптурой. Стратиграфически он приурочен, в основном, к нижней части зоны Anabarensis - подошве слоя 44 обнажения 109 восточного берега Анабарского залива и слою 2 обнажения 503 о. Бегичев. К этому подвиду относится и голотип вида.

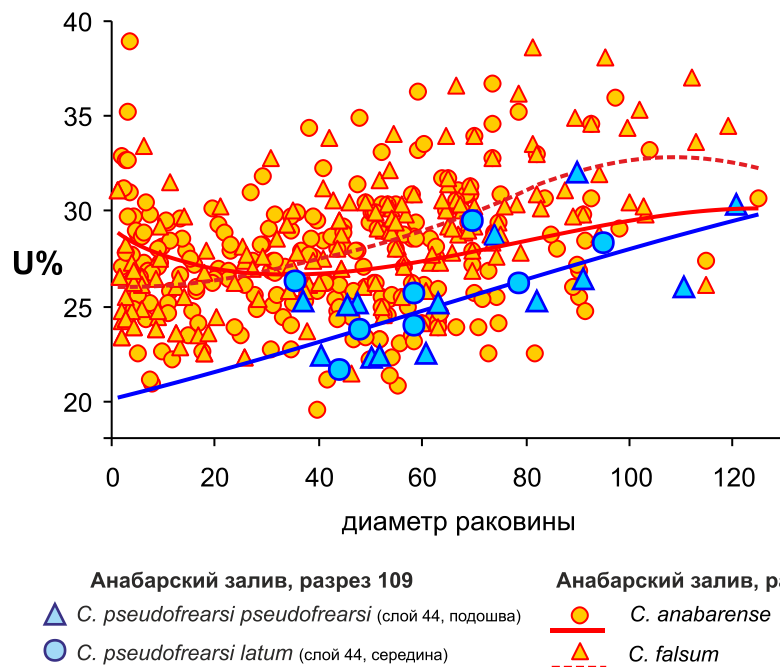
*C. pseudofrearsi latum* (поздний подвид) - более вздутая форма с узкой умбиликальной воронкой и скульптурой, сохраняющейся на экземплярах всей выборки. Он во многом (по пропорциям раковины и стилю ребристости) напоминает некоторые разновидности *C. apertum* Callomon et Birkelund, в частности, хроновариацию, обозначенную Калломоном как *C. apertum* β (**табл. 21, фиг. 1-3**). Это сходство проявляется только на кадиконической (но не на терминальной) стадии и является гомеоморфным, поскольку по другим признакам (например, определяющим морфогенез умбилика, морфотип КЖК) оба вида отличаются существенно. Этот подвид найден только в слое 44 обнажения 109 восточного берега Анабарского залива, в основном, в средней части слоя (3,7 м выше подошвы). Экземпляры из середины слоя 44 известны лишь по кадиконической стадии (Князев и др., 2010, табл. I, фиг. 1-3; фиг. 1а,б - голотип, экз. ГМ ИГАБМ 177/2-1).



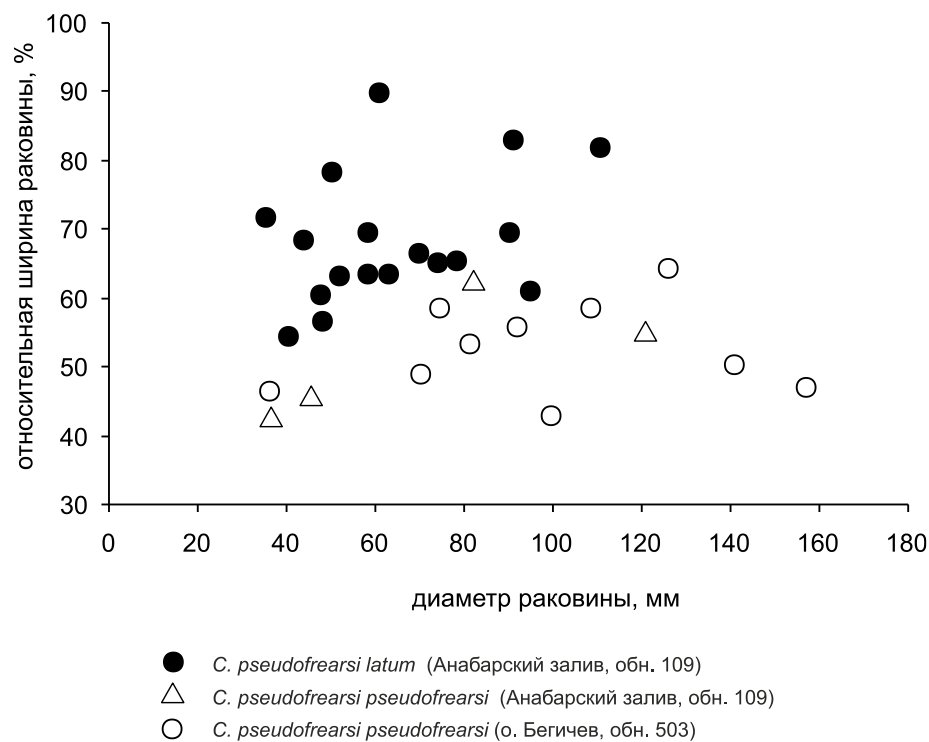
**Рис. 1.7.6.** Сравнительное распределение экземпляров макроконховых кадоцератин *Cadoceras pseudofrearsi* sp. nov. из базального нижнего келловея (зона Anabarensis) Анабарского залива (Северная Сибирь) и близких им по возрасту викариатов *C. elatmae* (Nik.) и *C. frearsi* (Orb.) (Европейская Россия) по относительному диаметру умбилика.

Сравнение. Экземпляры данного вида были впервые обнаружены сибирскими специалистами в разрезах о. Бегичев (обн. 503) и восточного берега Анабарского залива (обн. 109), при этом были определены как *Cadoceras frearsi* (Orb.) (Князев и др., 2009; Князев и др., 2010) - вид-индекса одноименного биогоризонта в зоне Elatmae Европейской России. Ознакомление автора с выборкой этих экземпляров из колл. № 177, Геологического музея ИГАБМ СО РАН (Якутск) и сравнение их с топотипическими (из разреза у г. Елатьма) экземплярами *C. frearsi*, убедило, что их несомненное сходство с данным видом, по всей видимости, гомеоморфное. Они действительно близки высокими пропорциями раковины на разных оборотах, стилем морфогенеза умбилика, изящной ребристостью. Отличия между ними имеют, в первую очередь, статистический характер: в целом, сибирские экземпляры более инволютные на кадиконической и терминальной стадиях, чем экземпляры *C. frearsi* при том же диаметре раковины (рис. 1.7.6.). При анализе признаков перекрытий это отличие более значительное, чем между *C. frearsi* и *C. elatmae* - двумя, несомненно различными, видами из одной филологии. Сибирские формы также отличаются на конечной жилой камере сильным сглаживанием раковины и исчезновением булл. У *C. frearsi* редукция булл на КЖК не встречена; наоборот, буллы присутствуют

всегда вплоть до терминального предустыевого пережима. Поэтому *C. pseudofrearsi* и *C. frearsi*, несомненно, должны относиться к разным видам, и, скорее всего, к различным филолиниям, которые независимо сформировали близкую последовательность морфотипов в различных биохоремах - Восточно-Европейской и Северо-Сибирской провинциях.



**Рис. 1.7.7.** Сравнительное распределение экземпляров макроконховых кадоцератин *Cadoceras pseudofrearsi* sp. nov. из нижней части зоны Anabarensе Анабарского залива (Северная Сибирь) и кадоцератин из верхней части зоны Anabarensе (*C. anabarense* Bodyl. и *C. falsum* Voronetz) по относительному диаметру умбилика.



**Рис. 1.7.8.** Распределение подвидов *C. pseudofrearsi* sp. nov. по относительной ширине раковины.

От филогенетически и стратиграфически преемственного *C. anabarense* Bodyl., данный вид также отличается в среднем более инволютной раковиной на средних и



взрослых оборотах (**рис. 1.7.7.**), высокими пропорциями раковины и меньшей плотностью ребер. У *C. anabarense* средняя плотность скульптуры на оборот кадиконической стадии составляет 34 (от 24 до 42), а у *C. pseudofrearsi* - 27 первичных ребер (от 24 до 32).

Распространение. Нижний келловей, зона Anabarense, биогоризонты *pseudofrearsi pseudofrearsi* и *pseudofrearsi latum* Северной Сибири.

Материал. 9 экземпляров из слоя 44 обн. 109 восточного берега Анабарского залива; 7 экземпляров из слоя 2 обн. 503 острова Бегичев (колл. № 177, Геологического музея ИГАБМ СО РАН, Якутск). Изучение и измерения экземпляров проведены благодаря любезному разрешению В.Г. Князева.

### *Cadoceras (Paracadoceras) recidivum* Kiselev, 2001

Табл. 58, фиг. 1-9

*Cadoceras (Paracadoceras) recidivum*: Киселев, 2001, с. 27, табл. 9, фиг. 1-9.

Голотип - экз. ЯрГПУ Е/М-186. Рязанская область, г. Елатьма, правый берег р. Оки, слой. 4. Нижний келловей, зона Calloviense, подзона Enodatum, биогоризонт *enodatum enodatum*.

Описание. Раковина относительно инволютная с широкими оборотами. Скульптура тонкая, слабо дифференцированная, с серповидно изогнутыми ребрами. Припупковый перегиб взрослых оборотов оттянутый и покрыт выраженными буллами.

Описание. *Форма*. Онтогенез типа *Paracadoceras*: раковина умеренно эволютная; умбилик градуально расширяется к взрослым оборотам, минуя стадию эволютных оборотов в начале онтогенеза (на 2-3 обороте). Поперечное сечение высокое на средних оборотах; СВО хорошо выражена и заканчивается при  $D=30-33$  мм. Форма поперечного сечения на СВО высокоовальная с килеватым приострением вентера. На взрослых оборотах поперечное сечение очень низкое, округлое, с наклонной умбиликальной стенкой. Умбиликальный перегиб острый, оттянутый.

*Скульптура* хорошо развита на СВО с последующим оборотом. Ребристость тонкая, изящная. Ребра прорзиррадиатные с сильным серповидным изгибом в привентральной части, образующим глубокий синус. КВ очень низкий на СВО: простые ребра очень обильны, тройные отсутствуют. Сглаживание ребер происходит при  $D=50$  мм. На взрослых оборотах остаются только буллами - валиковидные бугорки на умбиликальном перегибе. Они ярко выражены и немного сливаются, образуя острый оттянутый край на умбиликальном перегибе.

Размеры в мм и их соотношения.

№экз.	Д	В	Ш	У%	nP	вP	В/Ш	КВ
<i>E/M-186</i> голотип	78	27,6	59	33,8	10	-	0,47	-
	71,4	26,6	60	33,6	12	-	0,44	-
	64,7	23	50,5	32,7	13	-	0,45	-
	60,5	21,2	43,7	33,4	13	-	0,48	-
	55,5	20,2	37,5	31,2	13	29	0,54	2,23
	49,5	18,7	30,3	29,2	14	30	0,62	2,15
	43,5	17,1	24,3	27,5	16	30	0,7	1,87
	34,5	14	15,4	27,5	18	30	0,91	1,67
	30,7	13,3	12,9	27,7	19	31	1,08	1,63

Сравнение. Морфотип и признаки раковины на ранних оборотах обладают чертами древних представителей рода и свидетельствуют о принадлежности вида к подроду *Paracadoceras*. Поведение признаков в онтогенезе однотипно с таковыми только у *C. (P.) ex gr. elatmae* (Nik.), что говорит о близком родстве сравниваемых форм. Вид содержит очень много плезиоморфных признаков (тип морфогенеза, буллы, очень низкий КВ и др.), мало характерных для *Cadoceras* зоны *enodatum*, где он встречается, которые четко его отличают от всех остальных подродовых групп, в особенности от *Cadoceras* s.str. и *C.(Rondiceras)* Troitz.. От *C.(P.) elatmae* (Nik.) (Митта, 2000, т. 16, ф. 1 [неотип]) вид отличается менее эволютивной раковиной на ранних стадиях роста, высоким сечением оборотов на СВО и широкими взрослыми оборотами. От стратиграфически близкого *C. (P.) postelatmae* Sas. (Сазонов, 1957, т. 12, ф. 1) вид отличается (только на средних оборотах) высоким поперечным сечением и низким КВ.

Морфологически (и, возможно филогенетически) близким видом к описываемому является *C. falsum* Vog. (Воронец, 1962; т. 7, ф. 2; т. 11, ф. 1; т. 18, ф. 1; т. 19; ф. 1,2), от которого он отличается более эволютивными оборотами и грубой скульптурой. От среднекелловейских *C. vetulum* Kiselev (Киселев, 1999, т. 2, ф. 1,9) и *C. bryocostilatum* Kiselev (там же, т. 1, ф. 6-8) вид отличается ранним исчезновением скульптуры и тонкими, менее дифференцированными ребрами.

Взрослые обороты вида (до начала КЖК) сходны с таковыми у *C. comma* Iml. (Imlay, 1953, т. 35, ф. 1, 6, т. 36, ф. 1-4). У обеих форм имеются острые косые буллы при слабой выраженности остальных элементов скульптуры. *C. comma* кардинально отличается от рассматриваемого вида вздутыми внутренними оборотами и прямой или слабо изогнутой формой ребер.

Настоящий вид стратиграфически близок или одновозрастен *C. (C.) durum* (Buckm.). Автор последнего С.С.Бакмэн отнес его к семейству макроцефалитид (Buckman, 1922, pl. CCLXXXIII), однако систематическое положение вида долгое время оставлось неопределенным, главным образом, вследствие сильной деформированности голотипа.

В типовом местонахождении голотипа *C. durum* в Cave Rock Member экземпляры, близкие к голотипу данного вида, встречаются довольно часто (Callomon, 1985; Callomon et

al., 1988; Page, 1988, pl. 19, fig. 7, 9; 1989; 1991, pl. 18, fig. 3, 4). Описываемый вид отличается от образцов, изображенных Пэйджем и отнесенных к *C. durum*, большим спектром морфологических отличий: наличием сильной килеватости вентера на средних оборотах и серповидной изогнутостью ребер, что позволяет уверенно обособить сравниваемые формы в разные виды.

Распространение. Нижний келловей, зона Calloviense, под Enodatum, биогоризонт *enodatum enodatum* Центральной России.

Материал. 2 экз. из слоя 4 обн. уг. Елатьмы, правый берег р. Оки.

Подрод *Cadoceras* Fischer, 1882

*Cadoceras (Cadoceras) sublaeve* (Sowerby, 1821)

**Табл. 27, фиг. 1-3; табл. 28, фиг. 1-10; табл. 34, фиг. 1-6**

*Ammonites sublaevis*: Sowerby, 1814, p. 117-118, pl. 54.

*Cadoceras sublaeve*: Buckman, 1922, pl. 275, фиг. 1a,б; Arkell, 1933, pl. 36, fig. 4; Arkell, 1957, fig. 368-3; Callomon, 1985, text-fig. 8, fig. N; Howarth, 2017, fig. 53a-d.

*Cadoceras sublaeve* var. *rugosa*: Spath, 1932, p. 60.

*Cadoceras declinatum*: Воронец, 1962, с. 57, табл. 24, фиг. 2, табл. 27, фиг. 1.

*C. (Cadoceras) sublaeve* transient  $\alpha$ : Page, 1988, p. 373-374, pl.19, figs 4-6

*C. (Cadoceras) sublaeve* transient  $\beta$ : Page, 1988, p. 374-375, pl.19, figs 1-3

Лектотип - экз. № ВМ 438812. Изображен Дж. Калломоном (Callomon, 1985, text-fig. 8, fig. N), М.К. Ховартом (Howarth, 2017, fig. 53a-d) и в данной работе (**табл. 27, фиг. 1**). Англия, Wiltshire, Kellaways. Нижний келловей, Kellaways Sand Member.

Описание. Раковина с градуальным восходящим морфогенезом умбилика, до 150 мм в диаметре, полуинволютная или инволютная на всех оборотах. Терминальная раковина кадиконическая, гладкая или сохраняет слабые буллы до середины оборота, с округлым или приостренным приумбиликальным перегибом. Поперечное сечение в конце стадии высоких оборотов (**табл. 27, фиг. 3; табл. 28, фиг. 10**), на кадиконической стадии (**табл. 27, фиг. 2; табл. 28, фиг. 4-9**) и КЖК (**табл. 27, фиг. 1; табл. 28, фиг. 1-3**) всегда широкое. Стадия высоких оборотов изучена плохо.

Скульптура состоит из рельефных, часто грубых ребер (скульптуродоминантный тип раковины), слабо дифференцированных на средних оборотах (коэффициент ветвления 1,5-2, реже 2,5). Ребра прорзиррадиатные выше приумбиликального перегиба, прямые, хорошо выражены на СВО и первой половине кадиконической стадии (до  $D=50-60$  мм), после которых, на позднекадиконической подстадии, исчезают на вентральной и боковых

сторонах и замещаются буллами. Фаза гладкой раковины занимает КЖК или два последних оборота.

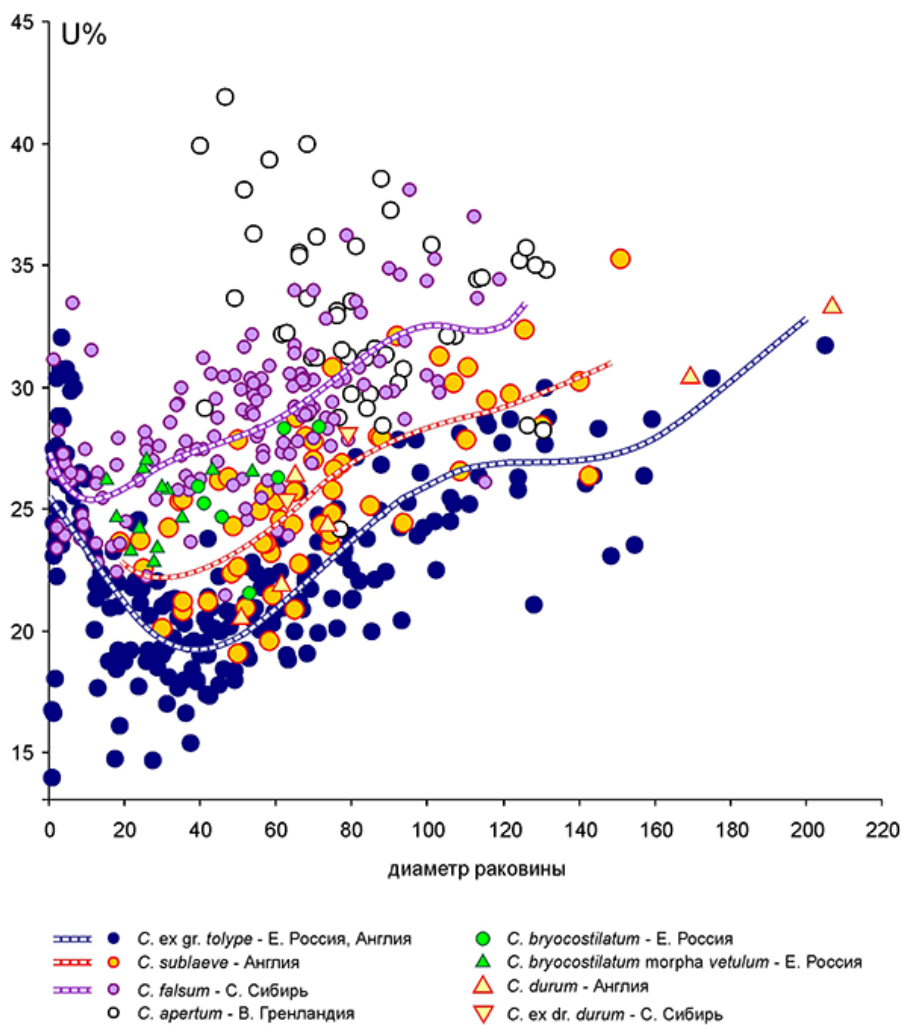
Размеры в мм и их соотношения.

N / экз.	Д	В	Ш	U%	В/Ш
ЧК-1 (Ashton Keynes, Wiltshire)	87	33,94	73,8	27,96	0,46
-	74,4	33,07	54,9	23,52	0,6
ЧК-2 (Ashton Keynes, Wiltshire)	77,3	31,53	63,4	26,89	0,5
-	61	24,93	43,2	24,59	0,58
ЧК-3 (Ashton Keynes, Wiltshire)	75	30,82	63,3	24,79	0,49
-	66,3	26,71	52,6	22,74	0,51
ЧК-4 (Ashton Keynes, Wiltshire)	65	27,24	46,1	20,92	0,59
-	58,3	25,53	41,8	19,62	0,61
ЧК-5 (Ashton Keynes, Wiltshire)	75	27,71	73,8	30,83	0,38
-	67,7	24,38	52,5	28	0,46
ЧК-6 (Ashton Keynes, Wiltshire)	151	64,58	122	35,29	0,53
-	126	44,6	112	32,34	0,4
ЧК-7 (Ashton Keynes, Wiltshire)	140	59,851	93,9	30,23	0,64
-	115,8	41,64	87,1	29,4	0,48
ЧК-8 (Ashton Keynes, Wiltshire)	70	31,47	72,1	27,8	0,44
-	55,69	22,492	49	24,98	0,46
ЧК-9 (Charlton Kings, Gloucestershire)	103	38,327	64,9	31,3	0,59
-	87,78	35,944	62,6	27,9	0,57
ЧК-10 (Cirencester, Wiltshire)	65	25,94	46,4	25,74	0,56
-	56,5	22,68	42,1	23,6	0,54
ЧК-11 (Ashton Keynes, Wiltshire)	50	23,33	30,8	19,1	0,76
-	41,9	17,78	22,1	21,19	0,81

Сравнение. Данный вид является типовым видом рода *Cadoceras* и имеет ключевое значение для систематики всех кадоцератин. Поэтому анализ его морфологии имеет особое значение, в особенности в связи с неоднозначностью понимания объема *Cadoceras* s.str. и близких к нему таксонов (см. раздел 1.6). Морфотип, подобный или близкий *C. sublaeve*, характерен для нескольких видов кадоцератин верхнего бата (*C. calyx* Spath, *C. apertum* Call.), нижнего (*C. falsum* Voronetz, *C. tolype* Buckman) и среднего келловей (*C. bryocostilatum* Kis., *C. vetulum* Kis., *C. bjegitschevi* Bodyl.). При этом часть этих видов относились к другим родам или под родам кадоцератин (*Bryocadoceras* Meledina, *Eboraciceras* Buckman). Поэтому анализ морфологии этого вида крайне важен для решения вопроса о его случайном или неслучайном сходстве с другими видами. К сожалению, в данной работе изучен ограниченный материал из английских разрезов, качественное исследования морфогенеза на поперечных шлифовках сделать не удалось, а стадия высоких оборотов оказалась не изучена. Охарактеризована, в основном, кадиконическая и терминальная стадия по 46 измерениям 37 экземпляров.

По ключевому признаку - типу морфогенеза умбилика (восходящий тип на взрослых оборотах), вид близок всем раннекелловейским видам (*C. falsum*, *C. tolype*, *C. sokolovi*, *C. geerzense*, *C. tscheffkini*), но кардинально отличается от позднебатских видов (*C. calyx*, *C. apertum*), у которых U-тренд переходный или нисходящий (рис. 1.7.9). Линия

морфогенетического тренда у *C. sublaeve* занимает промежуточное положение между линиями тренда *C. falsum* и *C. ex. gr. tolype*, соответственно описываемый вид, в целом, инволютнее первого вида и эволютнее *C. ex. gr. tolype*. Поскольку все сравниваемые виды старше, чем *C. sublaeve*, его промежуточное положение между ними нельзя объяснить филогенетически. Вероятнее всего, у *C. sublaeve* и *C. ex. gr. tolype* (рондидерасовая филолиния) присущий им морфогенез умбилика сформировался независимо. В противном случае придется признать, что у *C. sublaeve* произошла вторичное увеличение эволютности раковины от *C. ex. gr. tolype*.



**Рис. 1.7.9.**  
Сравнительный морфогенез умбилика у *C. sublaeve* (Sow.) и других морфологически близких им кадоцератин верхнего бата и нижнего келловоя.

По остальным признакам (пропорции раковины и характер скульптуры) в выборке вида встречаются экземпляры, которые могут быть очень близки (иногда почти неотличимы) к сравниваемым видам. Эти вариации могут рассматриваться как морфы внутривидовой изменчивости, среди которых выделяются следующие:

*Cadoceras sublaeve morpha sublaeve* - типичная морфа, характеризующаяся наиболее сглаженным морфотипом и высоким поперечным сечением, напоминающим таковой *C. tolype* или даже *C. sokolovi* (табл. 27, фиг. 1; табл. 28, фиг. 8,9). За пределами Англии

найдена в Восточной Гренландии и Северной Сибири (Князев и др, 2009, табл. IV, фиг. 2; Князев и др, 2015, табл. I, фиг. 1-3).

*Cadoceras sublaeve morpha rugosum* - груборебристая морфа, с низким поперечным сечением, соответствующая типу *C. sublaeve* var. *rugosa* Spath, 1932 (Buckman, 1922, pl. 275; табл. 27, фиг. 2). В ряду изменчивости вида по признакам формы и скульптуры эта морфа занимает промежуточное положение (табл. 28, фиг. 6,7). Известна только в Англии.

*Cadoceras sublaeve morpha cf. falsum* - наиболее груборебристая морфа, с очень низким поперечным сечением на кадиконической стадии, напоминающая норму вида *C. falsum* (табл. 20, фиг. 1). В ряду изменчивости вида эта морфа занимает крайнее положение (табл. 28, фиг. 4,5). За пределами Англии эта морфа не обнаружена.

По двиду. В английских разрезах К.Н. Пэйджем (Page, 1988) показано, что в зоне Calloviense вид образует последовательность из двух хроновариаций, которые он обозначил как *C. sublaeve* transient  $\alpha$  и *C. sublaeve* transient  $\beta$ . Первая хроноварияция более древняя (биогоризонт *calloviense*) и соответствует голотипу вида, вторая описана из биогоризонта *micans* и отвечает голотипу *C. sublaeve* var. *rugosa* Spath. Их смена Пэйджем доказана в двух разрезах: на реке Эйвон (Avon) вблизи деревни Келлауэйз (Kellaways) (разрез 6, слои 8 и 9 пачки Kellaways Sand) и вблизи г. Уэст Тайзетен (West Tytherton) (разрез 4, слои 3a и 3b). Предлагается рассматривать эти хроновариации как хроноподвиды:

*Cadoceras sublaeve sublaeve* (Sowerby) - хроноподвид, в выборке которого преобладает *C. sublaeve* morpha *sublaeve*, но также встречаются более редкая *C. sublaeve* morpha *rugosum*.

*Cadoceras sublaeve rugosum* Spath - хроноподвид, в выборке которого преобладает *C. sublaeve* morpha *rugosum* и встречается *C. sublaeve* morpha cf. *falsum*.

Стратиграфически поздний подвид отличается от раннего выраженной скульптурой. Еще более молодые виды - *C. (C.) durum* (Buckman, 1922) sensu Page, 1988 (табл. 29, фиг. 5) (из подзоны Enodatum) и *C. (C.) bryocostilatum* Kiselev (табл. 29, фиг. 1-3) (из подзоны Jason), в целом, сохраняют и усиливают груборебристый морфотип, характерный для позднего подвида, но сохраняют все остальные особенности *C. sublaeve*, в том числе и морфогенеза умбилика (рис. 1.7.9). Таким образом, поздний филогенез *Cadoceras* s.str. происходил по пути усиления скульптуродоминантных признаков раковины. Насколько этот процесс был вторичным и преемственным в отношении более ранних видов не совсем ясно. Тем не менее, в конце раннего-начале среднего келловея развитие *Cadoceras* s.str. представляется наиболее вероятной как последовательность видов *C. sublaeve* - *C. durum* - *C. bryocostilatum*.

*Cadoceras sublaeve declinatum* Voronetz - хороподвид (географический подвид), первоначально выделенный по пяти экземплярам из Оленекской протоки Северной Сибири (лектотип изображен в Воронец, 1962, табл. 24, фиг. 2). Также этот подвид найден в нижнем течении р. Лены (табл. 34, ф. 1,4; табл. 36, ф. 3). Этот подвид почти не отличим от *C. sublaeve* типовой местности (табл. 34, ф. 5,6), тем не менее статистически выраженные отличия проявляются в большей инволютности раковины на кадиконической стадии.

**Р а с п р о с т р а н е н и е.** Нижний келловей, зона Calloviense Англии и Восточной Гренландии, зона Sublaeve Северной Сибири. Более высокое (вплоть до низов среднего келловя) положение хороподвида *C. sublaeve declinatum* в северо-сибирских разрезах нуждается в подтверждении полевыми данными.

**М а т е р и а л.** 2 экз. из разреза на Оленекской протоке (ЦНИГР 222/327), 1 экз. из разреза Северная Чекуровка.

*Cadoceras (Cadoceras) tolype* Buckman, 1923

**Табл. 38, фиг. 1-3; табл. 39, фиг. 1; табл. 40, фиг. 1-5**

*Cadoceras sublaeve*: Сибирцев, 1887, с. 78, табл. 5; табл. 6; табл. 7, фиг. 4, 5.

*Cadoceras tolype*: Buckman, 1923, pl. 406; Page, 1988, p. 371, pl. 18, fig. 5,6; Митта, 2016, табл. 6, фиг. 1.

**Л е к т о т и п** изображен С.С. Бакменом (Buckman, 1923, pl. 406) - экз. № GSM 47193 (Музей британской геологической службы, Keuworth, Nottingham). Англия, точное местонахождение неизвестно. Нижний келловей, Kellaways Clay Member.

**О п и с а н и е.** Раковина с градуальным восходящим морфогенезом умбилика, до 140 мм в диаметре, полуинволютная или инволютная на всех оборотах. Конечная жилая камера кадиконическая, гладкая; на кадиконической стадии раковина максимально широкая в морфогенезе, иногда очень широкая ( $Ш \geq Д$ ). Поперечное сечение на стадии высоких оборотов изометрическое или умеренно высокое, реже низкое; вентральная сторона приостренная (табл. 40, фиг. 4, 5). Приострение вентера часто сохраняется в первой половине кадиконической стадии (табл. 40, фиг. 1, 6), а иногда и в конце этой стадии (табл. 38, фиг. 1), в результате чего сечение оборота становится субтреугольным. Умбиликальная воронка всегда узкая, с отвесными или полуотвесными стенками. СВО начинается при  $Д=10$  мм и заканчивается при  $Д=35$  мм (в среднем - 29 мм); максимум относительной высоты оборота приходится в среднем на  $Д=18$  мм.

Скульптура на СВО состоит из тонких, частых и слабо дифференцированных ребер (коэффициент ветвления 2-2,5). Ребра прорзиродиатные, с легким серповидным наклоном вблизи вентера. На кадиконической стадии (табл. 38, фиг. 1-3; табл. 39, фиг. 1в, г; табл.

**40, фиг. 1)** ребра исчезают на вентральной и боковых сторонах и замещаются буллами на приумбиликальном перегибе.

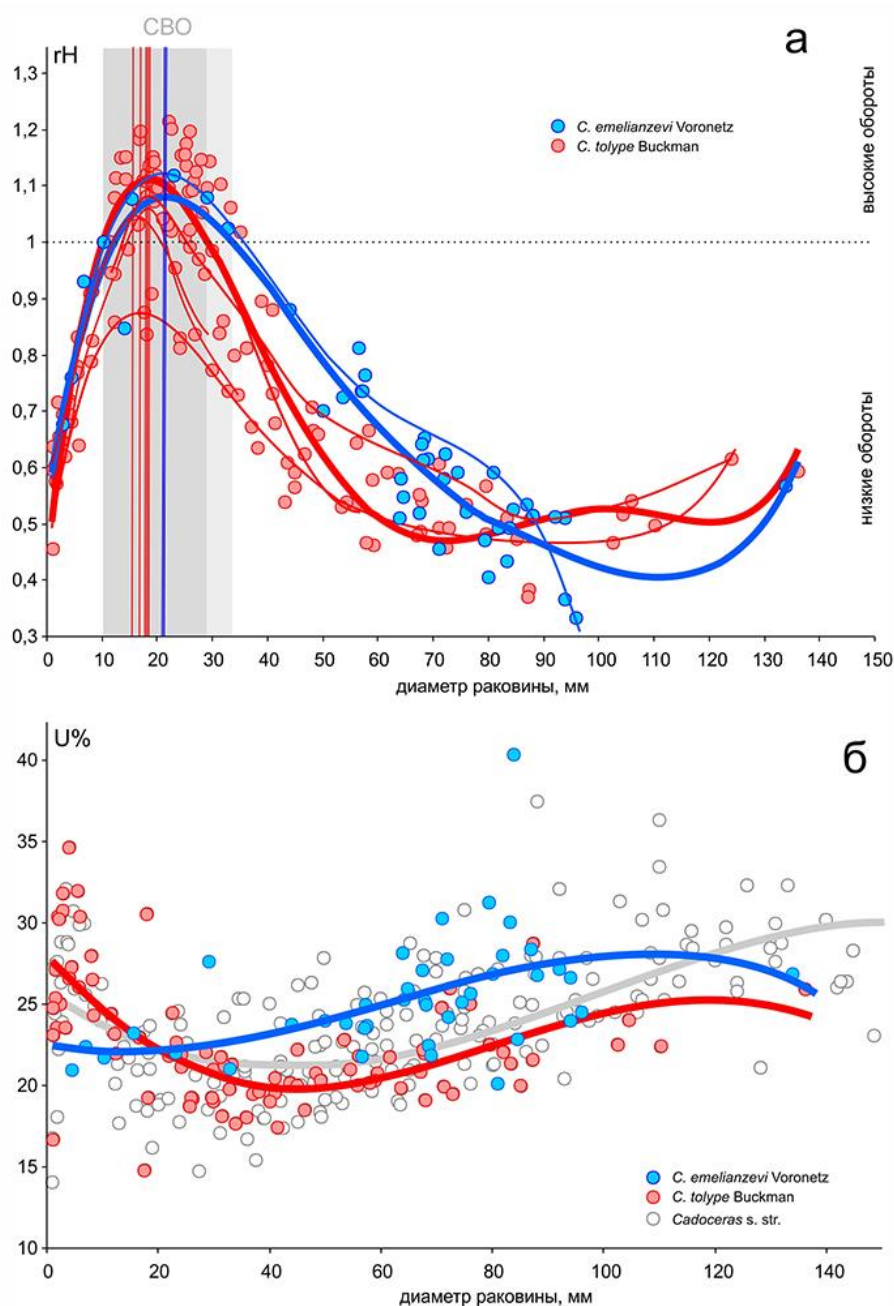
Размеры в мм и их соотношения.

N / экз.	Д	В	Ш	U%	В/Ш
ЯГПУ 3/38 (Исады)	71,3	23,5	81	19,92	0,29
-	59,3	24	52	20,74	0,46
-	45	20	35,4	20	0,56
-	37	17	25,3	19,46	0,67
-	30	14,2	18,4	19	0,77
ЯГПУ 3/32 (Исады)	71	31	63	24,79	0,49
-	68	28,4	52,5	19,12	0,54
-	54,4	22,6	42	20,96	0,54
-	41	19,2	26,3	19,51	0,73
ЯГПУ 3/32 (Исады)	124	59	96	26,29	0,61
-	106	47,5	88	24,53	0,54
-	87,6	35,5	70	26,83	0,51
-	79,5	34,6	61	23,9	0,57
-	71	32,5	53,6	23,66	0,61
-	58,4	25,7	38,6	22,26	0,67
-	48	20,5	29	20,21	0,71
-	38	16,29	19,5		0,84
-	27,4	13,61	14		0,97
-	18,2	7,72	7,14		1,08
-	11,6	6,67	7,06		0,94

**Изменчивость.** Как и большинство кадоцератин, вид сильно варьирующ на всех стадиях морфогенеза, в первую очередь, по ширине раковины. Это обусловлено изменчивостью скорости развития, вследствие чего брадиморфные экземпляры имеют более высокие пропорции раковины и оборота и дольше сохраняют буллы на кадиконической стадии (**табл. 38, фиг. 3; табл. 39, фиг. 1**). Тахиморфные экземпляры отличаются от нормоморфных более широкой раковинной (**табл. 38, фиг. 1**). Без учета изменчивости эти морфы можно ошибочно принять за разные виды.

**Сравнение.** Вид характеризуется очень широкой раковинной на кадиконической стадии, особенно в позднекадиконической подстадии, иногда с Ш%=95-100%. В этом возрасте раковина может быть не отличима от стратиграфически далекого *C. simulans* Spath или стратиграфически преемственного *C. sokolovi* Kiselev. От первого вида *C. tolype* отличается выраженной стадией высоких оборотов, приострением вентера и восходящим морфогенезом умбилика; а от второго (и более поздних *Cadoceras* s. str. рондицерасовой филолинии) - наличием заметных булл на кадиконической стадии. От близкого *C. sublaeve* (Sow.) вид отличается скачкообразным типом морфогенеза по пропорциям раковины и ширине умбилика, более выраженной СВО, грубой скульптурой и широким умбиликом на кадиконической стадии.





**Рис. 1.7.10.** Сравнительный морфогенез раковины *Cadoceras tolype* Buckman (Е. Россия) и *C. emelianzevi* Voronetz (С. Сибирь) по а) - относительной высоте оборотов (rH) и б) - относительному диаметру умбилика (U%). Линии тренда (полином) разных видов обозначены разными цветами; из них жирные линии относятся ко всей выборке, а тонкие линии - к индивидуальным экземплярам. Вертикальными линиями на фиг. 1.7.10а показаны положения теоретических максимумов rH на стадии высоких оборотов.

Наиболее близким видом к описываемому следует считать *Cadoceras emelianzevi* Voronetz (лектотип: Воронеж, 1962, табл. 18, фиг. 2, табл. 19, фиг. 1, табл. 22, фиг. 1). Здесь он рассматривается как изохронный викариат *C. tolype*, распространенный в Арктической области. Сходство между этими видами лучше выражено на кадиконической стадии, но у *C. emelianzevi* обороты более высокие (рис. 1.7.10а), а умбилик шире (рис. 1.7.10б). Наибольшее сходство наблюдается на раннекадиконической подстадии между нормоморфами *C. emelianzevi* (Князев и др., 2010, табл. 5, фиг. 2) и брадиморфными экземплярами *C. tolype* (табл. 38, фиг. 2, 3). В целом, сибирский вид на этой подстадии имеет более брадиморфный облик, по сравнению с *C. tolype*. Однако, на терминальном обороте *C. emelianzevi* характеризуется очень широким углом умбиликальной воронки (Князев и др., 2010, табл. 5, фиг. 1), что совсем не свойственно описываемому виду (табл.

**39, фиг. 1).** Не исключено, что оба вида правильнее рассматривать как хороподвиды, но для полной уверенности необходимо более детально изучить изменчивость *C. emelianzevi*.

Распространение. Нижний келловей, зона Koenigi, подзона *Curtilobus* Англии, Франции, Европейской России и Восточной Гренландии.

Материал. 70 экз. из разреза правого берега Волги у с. Исады (Нижегородская обл.); 8 экземпляров из верхней части слоя 4 обн. западного берега Анабарского залива (колл. № 177, Геологического музея ИГАБМ СО РАН, Якутск). Изучение и измерения экземпляров проведены благодаря любезному разрешению В.Г. Князева.

Подрод *Rondiceras* Troizkaya, 1955

*Cadoceras (Rondiceras) milashevici milashevici* (Nikitin, 1881)

**Табл. 1, фиг. 4; табл. 3, фиг. 1-4; табл. 81, фиг. 1-4**

*Stephanoceras Milashevici*: Никитин, 1881, с. 89, т. VII(III), ф. 25;

*Stephanoceras compressum*: Никитин, 1881, с. 90, т. VII(III), ф. 26, 27.

*Rondiceras milashevici*: Камышева-Елпатьевская и др., 1956, т. 16; 1959, т. XII, ф. 3-5; Меледина, 1977, с. 100, т. 6, ф. 2; т. 20, ф. 2; т. 28, ф. 3; т. 31, ф. 2; 1994, т. 13, ф. 2 Репин, Рашван, 1996, т. XXXI, ф. 2, 3; т. XXXVII, ф. 3, 5; Митта, 2000, т. 53, ф. 1-5.

*Cadoceras milashevici*: Сазонов, 1957, т. VII, ф. 3; т. VIII, ф. 1-3.

*Cadoceras sysolae*: Худяев, 1927, с. 506, т. XXVII, ф. 1, 2.

*Cadoceras (Rondiceras) milashevici sysolae*: Киселев, 1999, с. 89-91.

*Cadoceras tschefkini*: Иванов, 1960, т. 2; 1975, рис. 2,3.

non *Cadoceras* s. ampl. (ad lib. *Eboraceras*) *sysolae*: Романович, 1980, с. 70.

non *Cadoceras* s. ampl. (ad lib. *Eboraceras*) *sysolae sysolae*: Романович, 1980, с. 72, т. 1, ф. 1, 3; рис. 1а,б в тексте.

non *Cadoceras* s. ampl. (ad lib. *Eboraceras*) *sysolae grossicus*: Романович, 1980, с. 74, т. 1, ф. 2; т. 2, ф. 1; рис. 1в-д в тексте.

*Cadoceras (Rondiceras) milashevici milashevici*: Киселев, 2006, с. 58, т. 1, ф. 4-6.

Лектотип. ЦНИГРМузей № 60/1369. Изображен в [Никитин, 1881], табл. VII (III), фиг. 25. Переизображен в [Сазонов, 1957], табл. VIII, фиг. 2; в данной работе: **табл. 81, фиг. 3**. Средний келловей, с. Болобаново, р. Волга, Рыбинский район.

Описание. Раковина с градуальным восходящим морфогенезом умбилика на взрослых оборотах, до 200 мм в диаметре, инволютная на ранних оборотах и полуинволютная на средних и поздних оборотах. СВО хорошо выражена и продолжается около двух оборотов, начиная с  $D=6$  мм и заканчивая  $D=42$  мм. Вентральная сторона округлая или со слабым приострением на СВО. Умбилик ступенчатый на всех стадиях морфогенеза; на кадиконической стадии умбиликальный шов последующего оборота

всегда расположен выше пупкового перегиба предыдущего. Скульптура сильно сглажена, или, чаще, полностью отсутствует на всех оборотах.

Размеры в мм и их соотношения.

N / экз.	Д	В	Ш	U%	В/Ш
ЯрГПУ В/Ф-3 (Вотча)	111	34,5	90	34,2	0,38
-	71	25,5	54	29,57	0,47
ЯрГПУ В/Ф-8 (Вотча)	38	17	19	18,4	0,89
-	31	14,7	13	28,8	1,13
ЯрГПУ 5/55 (Черменино)	174	57	110	34,4	0,52
-	135	47	116	34,07	0,4
-	110	39	89	27,27	0,44
-	92	36,6	70	23,15	0,52
ЯрГПУ 5/54 (Черменино)	68	27	55	0,49	28,68
-	58	23	42,6	0,54	25,55
-	46,6	20	29	0,69	23,6
-	38,7	17,3	19	0,91	21,96
ЯрГПУ Ч12б/4 (Черменино)	118,00	42,89	22,36	30,47	0,43
-	98,84	38,98	18,56	25,36	0,47
-	81,60	34,31	13,28	22,11	0,58
-	65,78	28,44	8,61	20,68	0,74
-	52,22	23,69	5,52	18,55	0,97
-	39,96	19,20	3,49	16,24	1,24
-	29,07	14,44	2,26	15,60	1,44
-	19,87	10,04	1,52	16,78	1,49
-	12,58	6,38	6,8	18,19	1,34
-	7,79	3,83	4,98	22,38	1,10
-	5,03	2,27	3,96	28,57	0,82
-	3,48	1,37	2,92	34,07	0,67
-	2,54	0,93	2,23	34,62	0,60
-	1,89	0,73	1,75	28,04	0,60
-	1,37	0,60	1,41	24,49	0,61
-	0,96	0,40	1,01	12,32	0,56

Изменчивость проявляется, в первую очередь, в степени бокового сжатия раковины и корреляционно связанной с этим формой вентральной стороны на средних и взрослых оборотах. Крайние варианты такой изменчивости можно обозначить как внутривидовые морфы:

*C. (R.) milashevici milashevici* (Nikitin, 1881) *morpha milashevici* - разновидность с широкими и более эволютными оборотами, закругленной вентральной стороной. К ней относится лектотип вида (табл. 81, фиг. 3) и паралектотип *Cadoceras sysolae* Khud. (табл. 81, фиг. 1).

*C. (R.) milashevici milashevici* (Nikitin, 1881) *morpha compressum* - разновидность с сжатыми с боков, инволютными оборотами и приостренной вентральной стороной (табл. 81, фиг. 4 - голотип *Stephanoceras compressum* Nikitin, 1881).

Различие по форме оборотов у разных экземпляров, вероятно, является проявлением изменчивости скорости развития. При этом морфа *milashevici* соответствует нормально- или быстро развивающимся особям вида (нормо- и брадиморфные особи), а

морфа *compressum* - медленно развивающимся особям (брадиморфным). Также изменение скорости развития проявлялось в изменчивости терминальных размеров раковины. Тахигеронтные особи характеризуются небольшим терминальным диаметром (табл. 3, фиг. 1), нормогеронтные - средними размерами (табл. 3, фиг. 2; табл. 81, фиг. 1) и брадигеронтные - крупными КЖК (табл. 3, фиг. 3; табл. 81, фиг. 2).

Сравнение. В синонимике данного подвида отнесен *Cadoceras sysolae* Khud., включая только его типовые экземпляры - лектотип (табл. 81, фиг. 1) и паралектотип (табл. 81, фиг. 2). Последние происходят из разреза у с. Вотча (в работе Худяева (1927) в качестве местонахождения лектотипа ошибочно указан разрез у с. Визинга). Данный вид считался самостоятельным до недавнего времени, при этом рассматривалось его близкое филогенетическое родство с *Cadoceras (Rondiceras) milashevici* (Nikitin). Д. Н. Киселев (1999) предполагал, что *Cadoceras sysolae* является потомком последнего, а В. В. Митта (2000) рассматривал его как предка. Выявить реальные филогенетические и таксономические взаимоотношения этих видов и ошибочность предыдущих представлений оказалось возможным только после переизучения разреза у с. Вотча, где, с одной стороны, был найден слой, из которого происходят типовые образцы и, с другой, интервал разреза, где прослеживаются все ступени эволюции *Cadoceras (Rondiceras): tscheffkini - milashevici khudyaevi - milashevici milashevici - milashevici pura*. В разрезе существует только один слой (5), где *C. (Rondiceras)* имеют тот же морфотип и сохранность, что и у типовых образцов. Предковые формы, выделяемые как *C. (R.) milashevici khudyaevi* Kiselev, встречаются ниже (слой 4), имеют другую сохранность, более инволютную раковину и воронковидный (не ступенчатый) пупок на всех оборотах.

Формы, описанные Романовичем - как *Cadoceras sysolae*, на самом деле относятся к роду *Longaeviceras*, и происходят из слоя 7 разреза (подзона *obductum*). Они все имеют хорошо развитую ребристость, в то время, как типовые образцы *C. sysolae* почти совершенно гладкие на всех оборотах.

От *C. (R.) milashevici pura* Voronetz данный подвид отличается более узким ступенчатым пупком, в то время, как у первого он широкий, воронковидный.

Распространение. Нижний келловей, зона *Calloviense*, подзона *Enodatum*, биогоризонт *enodatum aeeta* - зона *Jason*, подзона *Jason* (нижняя часть) Европейской России, зона *Milashevici* Северной Сибири.

Материал. 10 экз. из обн. у с. Вотча, 83 экз. из обн. на р. Унже у пос. Черменино; 10 экз. из обн. на р. Ока у г. Елатьма, 5 экз. из обн. у г. Михайлов (карьер Михайлов-Цемент), 25 экз. из обн. на р. Унже у г. Макарьев, 14 экз. из обн. у пос. Переборы на р. Волге и др..

**Табл. 41, фиг. 1-3**

*Stephanoceras Milashevici*: Nikitin, 1881, т. V, ф. 26, 27.

*Cadoceras milashevici*: Саонов, 1957, т. VII, ф.2.

*Cadoceras (Rondiceras) milashevici milashevici*: Киселев, 1999, с. 89-91.

*Rondiceras milashevici*: Меледина, 1977, т. 6, ф. 2, т. 20, ф. 2, т. 28, ф. 3, т. 31, ф. 2.

*Rondiceras sysolae*: Митта, 2000б, с. 56, т. 46, ф. 6; т. 52, ф. 1.

*Cadoceras (Rondiceras) milashevici khudyaevi*: Киселев, 2006, с. 59, т. 1, ф. 1-3.

Г о л о т и п . ЯрГПУ № В/1-1. Нижний келловей, зона Calloviense, подзона Enodatum, биогоризонт *milashevici khudyaevi*, с. Вотча (1), правый берег р. Сысолы.

О п и с а н и е . Раковина умеренно инволютная на всех оборотах. Пупок воронковидный или слабоступенчатый на всех стадиях морфогенеза. Пупковый шов последующего оборота расположен на пупковом перегибе предыдущего или несколько выше. Скульптура сглажена, или полностью отсутствует на всех оборотах. В редких случаях наблюдается нерегулярная ребристость (при  $D = 10-15$  мм) с высоким коэффициентом ветвления – 2,8-4.

**Размеры в мм и их соотношения.**

N / экз.	Д	В	Ш	U%	В/Ш
ЯрГПУ В/1-1 - голотип (Вотча)	105	44	105	25	0,41
-	88	35	79,5	23,86	0,44
ЯрГПУ В/1-2 (Вотча)	83	32	76	28,9	0,42
ЯрГПУ В/1-6 (Вотча)	84,5	33	78	28,99	0,423
-	63,2	25	45	20,56	0,55
ЯрГПУ В/1-9 (Вотча)	48	20	26	18,3	0,77
ЯрГПУ В1/6 (Вотча)	84,68	32,88	77,27	28,93	0,43
-	70,25	26,69	60,65	24,83	0,44
-	58,85	24,96	41,29	21,76	0,60
-	46,58	20,22	26,19	19,00	0,77
-	36,80	17,41	16,19	16,91	1,08
-	27,59	13,17	10,22	16,95	1,29
-	19,32	9,60	6,44	18,81	1,49
-	12,81	6,17	4,61	20,29	1,34
-	8,37	4,03	3,32	22,96	1,21
-	5,39	2,37	2,68	27,45	0,89
-	3,61	1,51	1,96	30,86	0,77
-	2,56	0,97	1,54	32,23	0,63
-	1,90	0,77	1,28	28,89	0,60
-	1,38	0,59	0,99	22,45	0,60

С р а в н е н и е . От номинального подвида описываемый подвид, в среднем, отличается более широкой, инволютной раковиной и менее ступенчатой умбиликальной воронкой на кадиконической стадии. По форме оборотов на СВО оба подвида почти не отличаются. В популяции раннего подвида чаще встречаются экземпляры, у которых в начале СВО могут сохраняться очень слабые ребра.

Р а с п р о с т р а н е н и е . Нижний келловей, зона Calloviense, подзона Enodatum, биогоризонт *milashevici khudyaevi* и эквивалентные ему биогоризонты *enodatum crispatum* (верхняя часть) и *enodatum enodatum* (нижняя часть) Европейской России.

М а т е р и а л . 11 экз. из обн. у с. Вотча, 5 экз. из обн. на р. Унже у пос. Черменино; 4 экз. из обн. на р. Оке у г. Елатьма, 5 экз. из обн. на р. Оке у д. Никитино.

#### Подрод *Protolongaeviceras* Knyazev, Meledina, Alifirov, 2018

*Amaltheus* (pars): Никитин, 1878, с. 52

*Ammonites* (*Cadoceras*) (pars): Newton, Teall, 1897, с. 496

*Stephanoceras* (pars): Никитин, 1881, с. 87

*Cadoceras* (pars): Никитин, 1884, с. 68; Бодылевский, 1960, с. 75; Frebald, 1964, с. 12; Сазонов, 1957, с. 112; Иванов, 1960, с. 386.

“*Cadoceras sublaeve* Sow. sp. and *Tchefkini* d’Orb. sp.” group (pars): Pompeckj, 1900 (1898), p. 79; Pompeckj, 1900, p. 249.

*Quenstedticeras*: Gerard et Contaut, 1932, p. 47.

Group 7 of *C. sublaeve* (Sowerby) (pars): Imlay, 1953, p. 46.

*Cadoceras* (*Stenocadoceras*) (pars): Imlay, 1953, с. 92.

*Cadoceras* (*Streptocadoceras*) (pars.): Киселев, Меледина, 2004, с. 164; Киселев, 2006;

*Protolongaeviceras*: Князев и др., 2018, стр. 60; Князев и др., 2019, стр. 17.

Типовой вид - *Cadoceras arcticoides* (Kiselev et Meledina, 2004). Европейская Россия, Рыбинск, разрез у пос. Переборы, средний келловей, зона *Kosmoceras jason*.

Описание. Взрослые и сенильные обороты умеренно или в полной мере кадиконические, средние – дисконические. Стадия высоких оборотов выражена, короткая, составляет не более 2,1 оборота, с умеренно высоким поперечным сечением (rH не превышает значение 1,5, в среднем составляет 1,2). На СВО раковина покрыта тонкими рельефными и серповидно изогнутыми ребрами. С возрастом скульптура сглаживается, начиная с вентральной стороны, и дольше всего сохраняется на приумбиликальном перегибе в виде бугорков в форме запятых (тип *compta* или *bullae*). Они изредка могут сохраняться и на конечной жилой камере, но чаще всего КЖК гладкая, с острым приумбиликальным перегибом. Умбилик на взрослых оборотах воронковидный. Диаметр умбилика изменяется в морфогенезе скачкообразно и на взрослых оборотах характеризуется восходящим трендом. Ювенильный максимум эволютивности приходится на 2-2,5 оборот (D=2,3-3 мм).

Сравнение. Филогенетически и морфологически подрод занимает промежуточное положение между поздними *C.* (*Paracadoceras*) и ранними *Longaeviceras*.

В отличие от первого *C. (Protolongaeviceras)* отличается более высоким поперечным сечением оборотов на СВО, большей продолжительностью СВО, салътативным типом морфогенеза умбилика (рис. 1.6.27, 1.6.28). Описываемый подрод сохраняет некоторые плезиоморфные особенности скульптуры: рельефную ребристость с низким коэффициентом ветвления на СВО и приумбиликальные бугорки, напоминающие буллы. Отличия от *Longaeviceras* противоположные: низкое поперечное сечение оборотов на СВО и взрослой стадии, меньшая продолжительностью СВО.

Наибольшую морфологическую близость подрод имеет с другими группами кадоцератин, у которых «протолонгаевицерасовый» морфотип возник параллельно и независимо, как филогенетически, так и географически. Двойником *C. (Protolongaeviceras)*, который исходно имеет бореально-атлантическое происхождение, можно считать подрод *C. (Protostenocadoceras)* из келловей Ю. Аляски. Сравнение с этим подродом дано в его описании.

От *Cadoceras s. str.* и *C. (Rondiceras)* описываемый род отличается в целом более плезиоморфной скульптурой на СВО и взрослых оборотах, иным способом редукции скульптуры (на вентральной стороне, а не в приумбиликальной части, как в рондицерасовой филолинии) и формой пупковой воронки (гладкой, не ступенчатой). Наибольшее сходство между сравниваемыми подродами наблюдается в начале СВО, при  $D=10-15$  мм, после чего оно прогрессивно увеличивается. Также различается форма КЖК: у *Cadoceras s. str.* она более вздутая или шаровидная, чем у *C. (Protolongaeviceras)*.

Видовой состав. 5 видов: типовой вид, *C.(P.) innocentii* (Bodylevsky) (Бодылевский, 1960, с. 76, т. 5, ф. 2); *C.(P.) arcticum* (Freb.) (Frebold, 1964, pl.12, f. 1, pl. 13, f. 1, pl. 17, f. 2, pl. 20, f. 2); *C.(P.) fournieri* (Ger. et Cont.) (Gerard et Contaut, 1932, p. 47, pl. 14, f. 2, 2a); *C.(P.) pomeroiyense* (Imlay) (Imlay, 1953, p. 92, pl. 45, f. 1-3; pl. 46, f. 2).

Распространение. Средний - верхний келловей (зона *Athleta*) Европейской России, Западной Европы, Земли Франца Иосифа и Северной Сибири.

*Cadoceras (Protolongaeviceras) arcticoides* Kiselev et Meledina, 2004

**Табл. 30, фиг. 1-8; табл. 31, фиг. 1-5; табл. 63, фиг. 3**

*Amaltheus Tchefkini*: Никитин, 1878, с. 132, табл. 1, фиг. 2.

*Stephanoceras Tschefkini*: Никитин, 1881, с. 287, табл. VII, фиг. 21-24.

*Cadoceras Tschefkini*: Никитин, 1884, с. 68, табл. III фиг. 15.

*Ammonites (Cadoceras) Tchefkini?*: Newton, Teall, 1897, pl. 39, fig. 4-6.

*Ammonites (Cadoceras) modiolaris*: Newton, Teall, 1897, pl. 39, fig. 10.

*Cadoceras Tchefkini*: Pompeckj, 1898, pl. 2, fig. 7.

- Cadoceras tscheffkini*: Сазонов, 1957, табл. VIII, фиг. 4; Иванов, 1960, табл. 1, фиг. 8.
- Rondiceras tscheffkini*: Меледина, 1977, табл. 26, фиг. 2; табл. 30, фиг.1; табл. 33, фиг.1.
- Rondiceras tcheffkini*: Герасимов и др. 1996, табл. 47, фиг. 2а, 2б.
- Cadoceras (Streptocadoceras) arcticoides*: Киселев, 2003, текст-фиг. 2, фиг. 10, 11; табл. 12, фиг. 1-6, табл. 16, фиг. 1,2; Киселев, Меледина, 2004, с. 164, табл. 1, фиг. 1-6, табл. 2, фиг. 7-9.
- Cadoceras arcticoides*: Киселев, 2012, табл. 26, фиг. 1-8; табл. 29, фиг. 10,11; Kiselev, Rogov, 2018, pl. 4, fig. 3,4.
- Rondiceras stenolobum*: Князев и др., 2015, табл. 2, фиг. 1-3.
- Protolongaeviceras arcticoides*: Князев и др., 2019, с. 19, табл., фиг. 1,2.

Голотип. Экз. ЯрГПУ № 2/52. Правый берег Волги под Рыбинском (район Переборы). Средний келловей, зона Jason.

Описание. Раковина полуинволютная или инволютная, в морфогенезе умбилик развивается по восходящему тренду (рис. 1.6.26а). Конечная жилая камера не известна. Обороты в первой половине кадиконической стадии сохраняют приумбиликальные бугорки, во второй половине - чаще всего теряют, после чего раковина становится гладкой, с острым приумбиликальным перегибом. Умбилик воронковидный или слабо-ступенчатый. Стадия высоких оборотов хорошо выражена при  $D=10-40$  мм (рис. 1.6.27). На СВО обороты дискоконические с приостренным вентером и покрыты серповидно изогнутыми ребрами. Скульптура на ранних и средних оборотах низкодифференцированная, часто встречаются простые ребра. На кадиконической стадии преобладают трехветвистые ребра.

Размеры в мм и их соотношения.

N/экз.	Д	В	Ш	U%	пР	КВ	В/Ш
ЯрГПУ 2/52- голотип	79	31	66	26,58			0,47
	64	25,4	46,5	23,4	11		0,54
ЯрГПУ 2/53 (Переборы)	72	29,3	47,3	27,8			0,62
	58	24,7	32	21,2			0,77
	46	20	22	19,13			0,91
ЯрГПУ 1/16 (Переборы)	53,2	23,3	27,5	21,42	13	3,46	0,85
	42,2	18,7	19,5	21,3	16	2,44	0,96
ЯрГПУ 1/41 (Переборы)	52	22	30	24,81	13	2,77	0,73
	41,4	18,2	19	22,7	15	2,4	0,96
ЯрГПУ 1/17 (Переборы)	38	17	19,5	21,8	21	2,28	0,87
	28,8	13,6	11,8	20,49	23	1,78	1,15
ЯрГПУ 1/10 (Переборы)	31	15	13,6	18,7	16	2,31	1,1
	23,8	11,5	8,7	18,5	17	2,06	1,32

Изменчивость проявляется в скорости морфогенеза, вследствие чего варьирует частота и степень выраженности ребер, ширина оборота и угол умбиликальной воронки. Крайние разновидности в ряду изменчивости наделены следующими признаками:



1. Брадиморфные груборебристые формы, у которых скульптура сохраняется вплоть до конца кадиконической стадии в виде булл; ребра слабо дифференцированы, простые ребра многочисленны. Поперечное сечение оборотов и раковины более высокое, чем у нормы, угол умбликальной воронки широкий.

2. Тахиморфные тонко- и густоребристые формы; ребра рано исчезают, приумбональные бугорки на взрослых оборотах ослабевают. Сглаживание раковины наступает рано, буллы исчезают в первой половине кадиконической стадии. Обороты более широкие, с небольшим углом умбликальной воронки. Этот морфотип наиболее сходен с *Cadoceras tscheffkini*.

Вид *Cadoceras arcticoides* также имеет небольшие морфологические отличия у различных хроновариаций, при этом более молодые формы из подзоны Jason (табл. 30, фиг. 6, 7) отличаются от более древних (из подзоны Medea) (табл. 30, фиг. 1-5) повышенной приостренностью вентера и выраженным привентральным изгибом ребер на СВО - признаки, которые в дальнейшем будут усилены в роде *Longaeviceras*.

Сравнение. Описываемый вид чаще всего отождествлялся различными специалистами с *Cadoceras (Cadoceras) tscheffkini* (Orb.). Оба вида обладают сходным морфотипом раковины на молодых оборотах (приостренный вентер, тонкие изогнутые ребра), что и служило основанием к их объединению в один вид. Одним из первых авторов, описавших вид после опубликования работы Орбиньи (Orbigny, 1845), был С. Н. Никитин. Приведенные им изображения образцов, происходивших из разрезов под Рыбинском, весьма походили на изображения типовых образцов Орбиньи. Поэтому экземпляры из рыбинской юры негласно стали считаться типичными для вида *Cadoceras tscheffkini* (Spath, 1932; Бодылевский, 1960), тем более, что повторно экземпляры вида из типовой местности не описывались. В работе Орбиньи типовые образцы *Cadoceras tscheffkini* указаны из обнажения у г. Елатьмы. На самом деле местом происхождения их являлись, по всей вероятности, выходы келловея у с. Чевкино и с. Никитино, где в настоящее время можно собирать экземпляры именно этого вида. Установлено точное положение вида - подзона Enodatum (Митга, 2000), биогоризонты *fracidus* и *enodatum crispatum* (Киселев, 2001а). При изучении келловея у г. Макарьев приуроченность настоящих *Cadoceras tscheffkini* к этому интервалу была подтверждена. Переизучение разреза у г. Елатьма показало, что *Cadoceras tscheffkini* в нем отсутствует. Подзона Enodatum в этом разрезе представлена более высокими биогоризонтами, в которых распространен вид *Cadoceras (Rondiceras) milashevici* (Nik.).

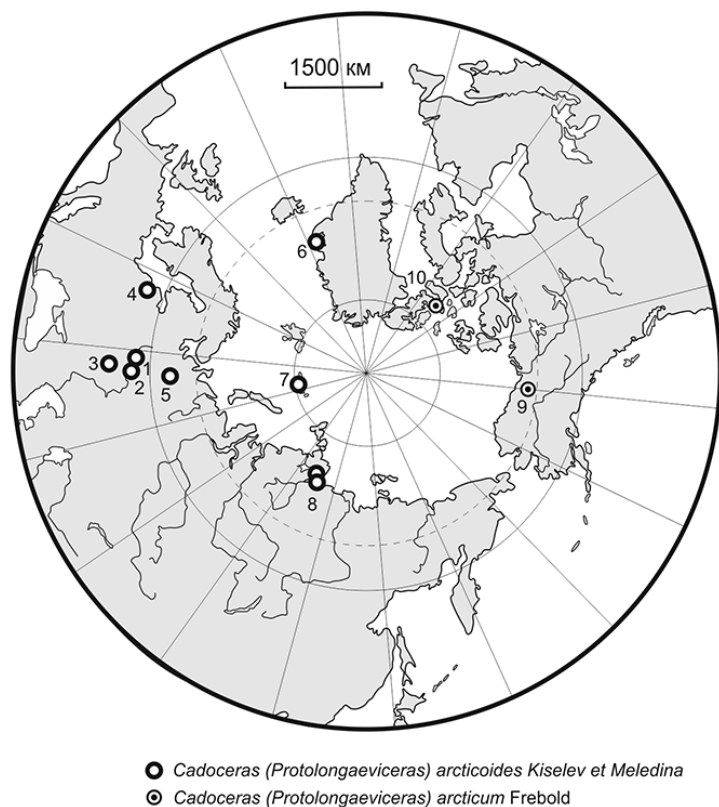
По данным Никитина (1884), в разрезах рыбинской юры изображенные им *C. tscheffkini* происходят из зоны Jason, что подтвердилось современными наблюдениями в

районе с. Переборы и около г. Рыбинска (Киселев, 2003). Однако, эти аммониты должны принадлежать не к *C. tscheffkini*, а к другому виду..

Изучение *Cadoceras* из коллекций, где хранятся экземпляры рыбинских кадоцератин ( ЦНИГР музей им. Чернышева (колл. С. Н. Никитина), ГМ им. Вернадского (колл. Е.А. Троицкой), Ярославский и Рыбинский краеведческие музеи (колл. Естественно-исторического Общества) и ГМ им. А. Н. Иванова (Ярославский педагогический университет)), а также из новых сборов из разреза у с. Переборы, подтвердило, что рыбинские экземпляры следует относить к другому виду, нежели *C. tscheffkini* (Orb.), поскольку имеющееся между ними сходство на внутренних оборотах, а также гладких вздутых взрослых оборотов, лишь поверхностно. Между сравниваемыми видами существуют глубокие, принципиальные различия на всех стадиях морфогенеза. Во-первых, молодые обороты настоящих *C. tscheffkini*, уже с  $D=10$  мм имеют высокие приостренные обороты со сглаженной скульптурой, между тем, как у *C. (P.) arcticoides* они низкие и хорошо скульптурированные. На средних оборотах у *C. (P.) arcticoides* ребристость может быть очень грубой, почти гребневидной, тогда как у *C. tscheffkini* она всегда слаборельефная, сглаживающаяся. Во-вторых, средние и взрослые обороты первого вида приближаются к крупному сферокону, как у *Cadoceras* s.str., а у второго - к небольшому высокому кадикону. В-третьих, у *C. tscheffkini* с возрастом дольше всего сохраняется и исчезает последней вентральная скульптура, а у *C. arcticoides*, напротив, припупковые бугорки. В-четвертых, скульптура у *C. tscheffkini* сильно дифференцирована и состоит, в основном, из трех- и четырехраздельных ребер, в то время, как у *C. (P.) arcticoides* преобладают двураздельные ребра, наряду с которыми встречаются простые (архаичный, плезиоморфный признак). Последнее очень важно, т. к. в эволюции *Cadoceras* формы с более дифференцированной скульптурой, как правило, происходят от форм с менее дифференцированной, но не наоборот. К плезиоморфным признакам у данного вида можно отнести и сохранение вплоть до конца жилой камеры, припупковых бугорков, гомологичных буллы у подрода *Paracadoceras*, что совершенно не свойственно для филолинии *Rondiceras*.

Вышеперечисленные различия имеют надвидовой, а не видовой статус. Оба вида относятся к разным филогенетическим линиям, а отмеченное морфологическое сходство между видами может быть объяснено параллелизмом. Наиболее близкими к *C. arcticoides* по морфологии раковины является вид, описанный из келловея Арктической Канады – *C. arcticum* Freb. (Frebold, 1964, pl. 12, fig. 1, pl. 13, fig. 1, pl. 17, fig. 2, pl. 20, fig. 2). Среднерусские экземпляры морфологически весьма близки указанным, что послужило основанием их предварительного отождествления с видом с *C. arcticum* (Киселев,

2001a,б; Kiselev, 2002). Однако учитывая, что *C. arcticum* из Арктической Канады недостаточно изучен (в частности, не известны особенности строения внутренних оборотов), более целесообразным считаем выделение обособленного вида, который трактуется как одновозрастный викарирующий аналог упомянутых выше видов из Южной Аляски и Канады.



**Рис. 1.7.11.** Географическое распространение *Cadoceras (Protolongaeviceras) arcticoides* Kiselev et Meledina и его викариата *C. (Pr.) arcticum* Frebald. 1 - Рыбинск (Ярославская обл.), 2 - Наволоки (Ивановская обл.), 3 - Михайлов (Рязанская обл.), 4 - Калининградская обл. (Самбийский п-ов); 5 - Вотча (р. Сысола, респ. Коми), 6 - Земля Джеймсона (Восточная Гренландия), 7 - ЗФИ, 8 - о. Большой Бегичев, Таймыр (Северная Сибирь), 9 - Vabbage River (Юкон), 10 - о. Корнуолл (Канадский Арктический архипелаг).

**Замечания.** Вид рассматривается в качестве предшественника вида *Longaeviceras praestenolobum* (Kiselev et Meledina). Приуроченность этих видов к двум последовательным биогоризонтам *Jason Jason* и *obductum* смежных зон среднего келловея *Jason* и *Coronatum* прослежена только в разрезе у с. Вотча (р. Сысола). Непосредственным возможным предком *C. (Pr.) arcticoides* может быть *Cadoceras (Paracadoceras) recidivum* Kiselev из подзоны *Enodatium* Русской платформы. Не исключено, что вид является мигрантом из арктических акваторий келловея, где развивалась предковая филолиния *Cadoceras (Paracadoceras)*.

**Распространение.** Исследования последних лет показали, что вид имеет более широкое географическое распространение в Арктике, чем в европейской части России. Первоначально считалось, что его ареал ограничивался, в основном, Центральной Россией (табл. 30, фиг. 1-7) и возможно, Землей Франца-Иосифа (Киселев, Меледина, 2004), но затем было доказано его присутствие в разрезах Северной Сибири (Князев и др., 2018; 2019) (табл. 30, фиг. 8). В коллекции аммонитов Дж. Калломона в

Восточной Гренландии были обнаружено несколько бесспорных экземпляров этого вида (табл. 31, фиг. 1-3). Несомненно, что его ареал занимал больше половины Арктики, вследствие чего данный вид служит хорошим корреляционным репером нижней части среднего келловея. Совместный его ареал с близким (и, возможно, синонимичным) видом *C. arcticum* из Юкона и Канадского Арктического архипелага охватывает большую часть Арктики (рис. 1.7.11).

Средний келловей, зона Jason Европейской России (Ярославско-Ивановское Поволжье, Рязанской области (г. Михайлов), бассейна р. Сысолы), юго-восточного побережья Балтийского моря - Калининградская обл. (Самбийский п-ов), Польша; зона Milashevici, биогоризонт *arcticoides* Земли Франца Иосифа, Северной Сибири (о. Большой Бегичев; Таймыр, р. Чернохребетная), фауна 36 - *Kosmoceras* cf./aff. *jason* Восточной Гренландии (Земля Джеймсона).

Материал. 56 экз. из разреза Переборы (Рыбинск), 10 экз. из разрезов у сс. Конюшино и Михайловское (р. Черемуха), 5 экз. из разреза у с Михайлов (Рязанская обл.), 9 экз. из разреза у с. Вотча (р. Сысола), 4 экз. разреза *Kosmocerasbjerg* (Olympen, Восточная Гренландия) (колл. ГМС).

#### Подрод *Protostenocadoceras*, subgen. nov.

*Ammonites*. Fam. *Macrocephali* Buch. (pars): Grewingk, 1850, p. 344.

*Olcostephanus* (pars.): Neumayr, 1885, p. 93, 94.

“*Cadoceras sublaeve* Sow. sp. and *Tchefkini* d’Orb. sp.” group (pars): Pompeckj, 1900 (1898), p. 79; Pompeckj, 1900, p. 249.

Group 4 of *C. doroschini* (Eichwald): Imlay, 1953, p. 45.

*Cadoceras* (*Streptocadoceras*) (pars.): Киселев, Меледина, 2004, с. 164.

Типовой вид – *Ammonites wosnessenskii* Grewingk (Grewingk, 1850, Tab. IV, fig. 1a,b,c,d). Местонахождение голотипа неизвестно. Южная Аляска, залив Катмай, келловей.

Описание. Взрослые и сенильные обороты полукадиконические или платиконические, средние – дисконические. Стадия высоких оборотов средней продолжительности (от 1,9 до 2,6 оборотов), с низким поперечным сечением (гН не превышает значение 1,3, в среднем составляет 1,12). На СВО раковина покрыта тонкими рельефными, ректирадиатными или слабо прорзиррадиатными ребрами, прямыми или незначительно изогнутыми вблизи вентера. С возрастом скульптура сглаживается, начиная с вентральной стороны, и дольше всего сохраняется на приумбиликальном перегибе в виде бугорков в форме запятых (тип *comma* или *bullae*). У брадиморфных

экземпляров они могут сохраняться и на конечной жилой камере, но чаще всего КЖК гладкая, с гладким приумбиликальным перегибом. Умбилик на взрослых оборотах ступенчатый. Диаметр умбилика изменяется в морфогенезе скачкообразно и на взрослых оборотах характеризуется восходящим трендом. Ювенильный максимум эволютивности приходится на 3,5-4 оборот (D=5-12 мм).

**Сравнение.** Филогенетически и морфологически подрод занимает промежуточное положение между *C. (Paracadoceras)* и *Stenocadoceras*. От первого подрод *C. (Protostenocadoceras)* отличается более высоким поперечным сечением оборотов на СВО, большей продолжительностью СВО, скачкообразным типом морфогенеза умбилика (рис. 1.6.30-1.6.32). Описываемый подрод сохраняет некоторые плезиоморфные особенности скульптуры: рельефную ребристость с низким коэффициентом ветвления на СВО и приумбиликальные бугорки, напоминающие буллы (тип comma), а также полукадиконический тип взрослых оборотов. Отличия от *Stenocadoceras* имеют противоположный характер: низкое поперечное сечение оборотов на СВО и взрослой стадии, сохранение кадиконической стадии (у *Stenocadoceras* она утрачена), меньшая продолжительность СВО.

Наибольшую морфологическую близость новый подрод имеет с бореально-атлантическим *C. (Protolongaeviceras)*. Оба этих подрода можно рассматривать как викариаты. Новый подрод отличается не по признакам основного звена эволюции, а по второстепенным признакам:

1. КЖК не достигает состояния развитого кадикона;
2. Умбиликальная воронка на взрослых оборотах не кратеровидная, а ступенчатая, с гладким приумбиликальным перегибом (а не острым);
3. На СВО ребра не имеют резкого серповидного изгиба;
4. Ранний максимум эволютивности приходится на более молодые обороты - конец ювенильной стадии или начало СВО. Это заключение основано на изучении двух оригиналов (лектотипа *C. doroschini* и топотипа *C. wosnessenskii*), поэтому нуждается в проверке.

**Видовой состав.** 2 вида: типовой вид, *C. (Pr.) wosnessenskii* Grewingk sensu Imlay (Imlay, 1953, p. 86, pl. 40, ф. 1-12). К синонимам типового вида здесь отнесены *C. doroschini* (Eichw.) (Eichwald, 1871, табл. 7, фиг. 6, табл. 8, фиг. 1, 2; лектотип изображен в Киселев, Меледина, 2004, табл. 3, фиг. 5,6); *C. kialagvikense* Imlay (Imlay, 1953, p. 41, ф. 1-7); *C. tenuicostatum* Imlay (Imlay, 1953, p. 39, ф. 1-12). Экземпляры этих видов рассматриваются как морфы, чьи признаки связаны с изменчивостью скорости развития *C. (Pr.) wosnessenskii*. В частности, *C. (Pr.) wosnessenskii* morpho *tenuicostatum* –

тахиморфная разновидность; остальные морфы *C. (Pr.) wosnessenskii* соответствуют нормоморфным экземплярам. *C. (Pr.) wosnessenskii* Grewingk sensu Imlay характеризуется самостоятельным морфогенетическим трендом, поэтому его можно рассматривать как отдельный вид, но не исключено, что он может относиться и к брадиморфным экземплярам *C. (Pr.) wosnessenskii*.

Распространение. Нижний келловей (верхняя часть) – средний келловей (нижняя часть) Южной Аляски.

Род *Longaeviceras* Buckman, 1918

*Longaeviceras praestenolobum* Kiselev et Meledina

Табл. 48, фиг. 1; табл. 49, фиг. 1-5

*Cadoceras s. ampl. (ad. lib. Eboraciceras) sysolae sysolae*: Романович, 1980, с.72, табл. 1, фиг. 1.

*Rondiceras stenolobum*: Герасимов и др., 1996, табл. 47, фиг. 1

*Longaeviceras praestenolobum*: Киселев, Меледина, 2004, с. 166, табл. 2, фиг. 1-9

Голотип. Экз. ЯрГПУ № В/С-5, ГМ им А.Н. Иванова (табл. 49, фиг. 5). Правый берег Сысолы, с. Вотча. Средний келловей, зона Coronatum, подзона Obductum, биогоризонт *obductum*.

Описание. Раковина диаметром до 150 мм. Морфогенез умбилика салътативный, с восходящим U-трендом на взрослых оборотах. СВО хорошо выражена, продолжительностью около двух оборотов (Д=7-48 мм). Ранние и средние обороты сильно инволютные платиконические высокие с приостренным вентером. Ребра «лонгаевицерасовые»: тонкие, прорзрадиатные, с выгибом к устью на вентральной стороне. Ребристость исчезает при Д=45-60 мм. Первичные ребра сохраняются в виде приумбиликальных бугорков вплоть до начала конечной жилой камеры. Средние обороты более эволютные. С возрастом пупок расширяется. Взрослые обороты имеют широкую пупковую воронку, с гладкими стенками. Стадия кадикона наступает при Д= 100 мм. Поперечное сечение низкое, вентральная сторона уплощенная.

Размеры в мм и их соотношения.

№/экз.	Д	В	Ш	U%	пР	КВ	В/Ш
ЯрГПУ В/С-5 - голотип	115	42	101	35,6			0,41
ЯрГПУ 2/53 (Вотча)	63	27	40,08	23,96			0,67
	49,5	20	26,2	23,63			0,76
	37,5	16,3	17	21,86			0,95
ЯрГПУ В/С-3 (Вотча)	53,5	25	22	18,7	15	2,76	1,13
	42	19,5	15	17,38	20	2,15	1,3
ЯрГПУ 4/3-1 (Сухая Песчанка)	79	30	53	27,8	13		0,56
	62	28,2	41	27,4	15		0,68
ЯрГПУ 4/3-2 (Сухая Песчанка)	64,3	27	38	21,77	13	2,84	0,71
	58,5	25	31	22,2	13	2,76	0,8

ЯрГПУ 579-338 (Сухая Песчанка)	102	32,5	75	27,9			0,43
ЯрГПУ 579-339 (Сухая Песчанка)	75	30	50	24,4			0,6
ЯрГПУ 579-340 (Сухая Песчанка)	77	30,6	49	26,6			0,62
ЯрГПУ 579-341(Сухая Песчанка)	71,5	30	44	25,4			0,68

Изменчивость проявляется в форме сечения ранних и средних оборотов и характере их скульптуры. Морфотип с широкими оборотами составляет около трети всех экземпляров и часто имеет ректирадиатную или даже рурзирадиатную скульптуру. Остальные экземпляры обладают высокими оборотами с прорзирадиатными, серповидно изогнутыми ребрами, свойственными типичным *Longaeviceras*.

**Сравнение.** От анцестрального *Cadoceras arcticoides* вид отличается более высоким и платиконическим сечением средних и ранних оборотов, более килеватым вентером и широким углом пупковой воронки на поздних стадиях морфогенеза. От более молодых *Longaeviceras stenolobum* и *L. alpha* вид отличается менее высоким поперечным сечением на взрослых оборотах и СВО, меньшей продолжительностью СВО (**рис. 1.4.7**), более выраженным восходящим развитием умбилика (**рис. 1.6.27**). Однако по форме умбиликальной воронки, форме оборотов и ребристости на СВО эти виды почти не отличаются (например, **табл. 45, фиг. 5,6 и табл. 49, фиг. 3**) поэтому рассматриваются в составе одного рода.

**З а м е ч а н и я .** По морфологическим признакам раковины вид занимает промежуточное положение между *C. (P.) arcticoides* и *Longaeviceras stenolobum* (Keys.) emend. (Nik.). В филолинии *Cadoceras (Protolongaeviceras) - Longaeviceras* ярко выражен брадигенетический путь развития, при котором морфотип ранних стадий онтогенеза предков переходит у потомков на более поздние обороты.

**Р а с п р о с т р а н е н и е .** Средний келловей, Зона Coronatum, подзона Obductum, биогоризонт *obductum* Центральной России, бассейна р. Сысола.

**М а т е р и а л .** 25 экз. из разреза Вотча (р. Сысола), 2 экз. из разреза Елатьма, 15 экз. из разреза у пос. Ужовка (Нижегородская обл.), 5 экз. из разреза Сухая Песчанка (Оренбургская обл.).

*Longaeviceras stenolobum* (Keyserling, 1846) emend. Nikitin, 1881

**Табл. 45, фиг. 9, 10; табл. 46, фиг. 1-6; табл. 47, фиг. 1**

*Ammonites Tscheffkini* var. *stenolobus*: Keyserling, 1846, s. 330, табл. 20, фиг. 7; табл. 22, фиг. 13, 14.

*Stephanoceras stenolobum*: Nikitin, 1881, s. 121, табл. XII (V), фиг. 28-30.

*Cadoceras stenolobum*: Nikitin, 1885, рис. 7; Бодылевский, 1960, с. 77, табл. 6, фиг. 3; табл. 10, фиг. 1.

*Cadoceras* s. ampl. (ad. lib. *Eboraciceras*) *sysolae grossicus*: Романович, 1980, с. 74, табл. 1, фиг. 2, табл. 2.

*Eboraciceras stenolobum*: Меледина, 1977, табл. 19, фиг. 2, 3, табл. 39, фиг. 3, табл. 43, фиг. 3, табл. 46, фиг. 2.

*Rondiceras stenolobum*: Митта, 2000б, табл. 54, фиг. 1-5.

*Longaeviceras stenolobum*: Киселев, 2006, с. 59, табл. 3, фиг. 9-10; табл. 4, фиг. 1-6.

*Rondiceras stenolobum stenolobum*: Репин и др., 2006, с. 98.

Лектотип. № 343/46, Горный Музей (Санкт-Петербург), изображен в (Киселев, 2006, табл. 4, фиг. 1, 2). Республика Коми, р. Сысола, с. Вотча. Келловой.

Описание. Раковина диаметром до 150 мм, инволютная, с относительным диаметром умбилика около 15-16% на СВО и до 25% на взрослых оборотах. Морфогенез умбилика происходит по слабо восходящему U-тренду. Поперечное сечение оборотов высокое (до В/Ш=1,5) на СВО и низкое на взрослых оборотах. СВО хорошо выражена, продолжительностью около 2,5 оборотов, кадиконическая стадия характерна только для тахиморфных экземпляров. Умбиликальная воронка сравнительно широкая (75-80 градусов).

Размеры в мм и их соотношения.

N / экз.	Д	В	Ш	U%	В/Ш
Лектотип	123	47	86	23,2	0,54
-	110,3	42,7	63	22,66	0,67
-	86,9	42,2	41,1	16	1,02
-	66,3	32,8	24,3	14,32	1,39
ЯрГПУ ВС-24 (Вотча)	121	48,5	82,7	27,8	0,58
-	106	44	61	22,1	0,721
-	78,2	33,9	32,4	20,46	1,04

Сравнение. От *Longaeviceras praestenolobum* вид отличается широким углом пупковой воронки (75-80 градусов против 60-66), более высоким поперечным сечением средних и поздних оборотов (рис. 1.6.27) и, в целом, более инволютной раковиной (рис. 1.6.26). Наиболее близким видом к описываемому является *L. alpha*, имеющий сходные пропорции поперечного сечения раковины. Основные отличия между ними связаны с динамикой морфогенетических изменений умбилика. У описываемого вида умбилик плавно увеличит U% на средних и поздних оборотах от 15 до 28%. У *L. alpha* умбилик почти не меняет свой диаметр (промежуточный U%-тренд) и остается одинаково узким – 15-16%. Также *L. stenolobum* обладает несколько менее высокими оборотами на поздних стадиях развития.

Замечания. 1. Понимание морфологии и стратиграфической приуроченности вида разными авторами было долгое время дискуссионным в связи с неоднозначностью представлений о выборе лектотипа. Несмотря на то, что В. И. Бодылевским было весьма убедительно показано, что экземпляр, предложенный Д. Н. Соколовым в качестве



лектотипа, не соответствует экземплярам, изображенным Кейзерлингом, образец, предложенный им самим в качестве типа, до сих пор за лектотип не признан (Митта, 2000). Изучение коллекции Кейзерлинга дало основание полагать, что экземпляр, предложенный Бодылевским (№ 343/46) действительно входил в типовую серию вида. Об этом свидетельствуют следующие обстоятельства:

1. Экземпляр происходит из разрезов р. Сысолы (вероятно у с. Вотчи), что подтверждается идентичной формой сохранности и морфологическим сходством с экземплярами, собранными из разрезов. Это соответствует первичному указанию местонахождения Кейзерлинга в его работе и в коллекционной этикетке на разрез у с. Вотча.
2. Рассматриваемый экземпляр является единственным, с которого могли быть срисованы лопастные линии, изображенные в работе Кейзерлинга. При сравнении рисунков Кейзерлинга (табл. 22, фиг. 13, 14) с лопастными линиями на наружном и внутреннем обороте образца (табл. 46, фиг. 1) наблюдается их значительное морфологическое сходство (табл. 46, фиг. 5, 6). Небольшие отличия в изображениях могут быть объяснены существованием неточностей в рисунке Кейзерлинга.

Вышеприведенных доказательств вполне достаточно, чтобы признать за данным экземпляром статус номенклатурного типа *Longaeviceras stenolobum* и, в соответствии с предложением Бодылевского, рассматривать его как лектотип.

2. По стратиграфическому и морфологическому критериям вид занимает промежуточное положение между *Longaeviceras praesthenolobum* Kiselev et Meledina и *L. alpha* Kiselev и, вероятно, является связующим филогенетическим звеном между этими видами.

Распространение. Средний келловей, Зона Coronatum, подзона Obductum, биогоризонт *stenolobum* Европейской России и Северной Сибири.

Материал. 10 экз. из разреза у с. Вотча (р. Сысола), 2 экз. из разреза у г. Елатьмы (р. Ока, Рязанская обл.), 5 экз. из разреза у с. Половчиново (р. Унжа, Костромская обл.).

*Longaeviceras alpha* Kiselev, 2001

Табл. 45, фиг. 5-8; табл. 59, фиг. 1-7

*Longaeviceras alpha*: Киселев, 2001, с. 29, табл. 10, фиг. 1-7;

*Stenocadoceras multicoatum*: Киселев, 2006, табл. 3, фиг. 5-8

*Rondiceras stenolobum maksarensis*: Репин и др., 2006, с. 99, табл. 25, фиг. 1, 2; табл. 28, фиг. 1,5

Голотип - ПИН, экз. 4839/32. Костромская область, Кологривский район, правый берег р.Унжи у д. Бурдово. Средний келловей, зона *Coronatum*, подзона *Grossouvrei*, горизонт *posterior*.

Описание. Раковина до  $D=150$  мм, инволютная на средних и взрослых оборотах. Морфогенез умбилика происходит без заметного изменения относительного диаметра (по промежуточному типу  $U\%$ -тренда). СВО хорошо выражена и занимает около 3 оборотов - начинается она очень рано ( $D=10-12$  мм) и заканчивается поздно ( $D=90-100$  мм), середина стадии (с наибольшей высотой оборотов) наступает при  $D=25-30$  мм. ( $D= 8 - 85$  мм). Поперечное сечение раковины в области середины СВО заостренно-высокоовальное, после середины стадии - высокое платиконическое с высокими боковыми сторонами, округлым вентером и высокой, полого наклонной припупковой площадкой, отграниченной от боковой стороны четким перегибом. Кадиконическая стадия не выражена, взрослые обороты полукадиконические, инволютные, с очень узким пупком и широкой и гладкой умбиликальной воронкой. Поперечное сечение взрослых оборотов ромбовидное с высокой, прямой и полого наклоненной припупковой площадкой. Припупковый перегиб острый. Скульптура на ранних и средних оборотах рельефная, состоит из прорзираднатных ребер, выгибающихся на вентере в виде синуса. Ребристость малодифференцированная, с небольшим количеством тройных ребер и даже с присутствием простых. Незадолго до полукадиконической стадии ( $D=70$  мм) скульптура полностью исчезает. Последними пропадают вентральные ребра. Точка ветвления не имеет регулярного положения и может располагаться по всей длине боковой стороны.

Размеры в мм и их соотношения.

№ / экз.	Д	В	Ш	U%	В/Ш
ПИН 4839/32, голотип	126	57	83	16,8	0,68
-	118	54	73	16	0,74
-	104	50	58	15,4	0,86
ЯрГПУ 3/43 (Бурдово)	93	44	42	16,1	1,05
-	81	40	37	15,2	1,08
-	-	31	25	-	1,24
ЯрГПУ 3/45 (Бурдово)	27	13	8,8	20	1,47
-	15,8	7,5	5,7	-	1,31

Сравнение. Наиболее близким к данному виду следует считать *Longaeviceras lahuseni* (Bodyl.) (Соколов, 1912, табл.1, фиг. 4 [голотип]) из верхнего келловей; последний рассматривается автором как вероятный потомок *L. alpha*. Сходство обусловлено общим стилем ребристости (слабая дифференцированность, нерегулярная точка ветвления). Отличия нового вида заметны на поздних стадиях: более узкий пупок и почти гладкие обороты (у голотипа *L. lahuseni* скульптура полноценно развита еще при  $D=105$  мм). От

своего вероятного предка *Longaeviceras stenolobum* (Keyserling) emend Nikitin (см. выше) описываемый вид отличается более высокими и инволютными оборотами на всех стадиях морфогенеза и сильным наклоном пупковой стенки ( $pV/P=2,76$  против 2-2,1 у *L. stenolobum*)

Данный вид напоминает на средних оборотах инволютностью и стилем ребристости представителей рода *Stenocadoceras*, однако наличие высокой припупковой площадки с острым припупковым перегибом совершенно не характерно для последних и свидетельствует о принадлежности вида к *Longaeviceras*.

**Р а с п р о с т р а н е н и е.** Средний келловей, зона Coronatum, подзона Grossouvrei бассейнов р. Унжи, Сысолы и Печоры.

**М а т е р и а л.** 7 экз. разной сохранности из разреза Бурдово (р. Унжа), слой 2; 15 экз. из переотложенных конкреций слоя 10 разреза Вотча (р. Сысола); 8 экз. из разреза Одесдино (р. Ижма).

#### Род *Funiferites* Kiselev, Gulyaev et Rogov, 2003

группа *Amaltheus funiferus* Phill. (pars): Никитин, 1878, с. 109.

группа *Lamberti* (pars): Никитин, 1881, с. 264-272.

*Cadoceras* Fisch. (pars): Никитин, 1884, с. 67-68; 1885, с. 51-52; Spath, 1932, р. 58-64; Сазонов, 1957, с. 100-103.

*Longaeviceras* (pars): Buckman, 1918, р. xiv.

*Chamoussetia* (pars): Douville, 1912, р. 19-23; Сазонов, 1965, с. 36-38; Callomon, Wright, 1989, р. 803.

*Chamoussetia* (*Platychamoussetia*) (pars): Репин, 2002, с. 35-36.

Cadoceratinae indet. (gen. nov.): Митта, 2000, с. 59-60.

*Funiferites*: Киселев и др., 2003, с. 223; Howarth, 2017, р. 73; Kiselev, Rogov, 2018, р. 118.

**Т и п о в о й в и д** – *Ammonites funiferus* Phillips, 1829 (Phillips, 1829 табл. 6, фиг. 23). Лектотип (OUM J 16381) из коллекции Филлипса изображен в работе (Callomon, Wright, 1989, табл. 92, фиг. 4); Англия, Hackness Rock, верхний келловей, зона Athleta.

**О п и с а н и е.** Раковина макроконхового типа. Взрослые и сенильные обороты дискоконические или оксиконические, средние – кадиконические или дискоконические. У ранних представителей рода сечение оборотов широкое или изометрическое с округлым вентером, у поздних – высокоовальное, субтреугольное или килеватое. Относительная высота оборотов стремится к постоянному значению на средних и поздних оборотах. Взрослая раковина гладкая, скульптура присутствует только на ранних и средних оборотах. Ребра синусоидально изогнуты, с выгибом на вентере. С возрастом скульптура сглаживается, начиная с боковых сторон, и дольше всего сохраняется на вентере, особенно у килеватых форм.

**Сравнение.** Морфотип *Funiferites*, который в наибольшей мере выражен у *F. funiferus*, трижды независимо появлялся в ходе эволюции кардиоцератид (байос – кимеридж): в раннем келловее (фаза Koenigi) – род *Chamoussetia*, в позднем келловее (фаза Athleta) – *Funiferites*, и в раннем-среднем оксфорде – род *Cardioceras*. Непосредственные филетические переходы между этими группами никогда не отмечались, а морфологическое сходство между ними следует рассматривать как проявление параллелизмов и итеративной эволюции у кадоцератин. Поэтому разбор различий между этими таксонами представляется излишним.

Наибольшие трудности возникают при разграничении *Funiferites* и предковых кадоцератин филемы *Cadoceras (Rondiceras)*. Основное отличие между этими группами заключается в разном типе морфогенеза: у *C. (Rondiceras)* разница между ранней предкадоцерасовой и взрослой кадоцерасовой стадиями (по Иванов, 1960) очень резкая. На средних оборотах (предкадоцерасовая стадия или стадия высоких оборотов) высота оборотов максимальная в морфогенезе, после чего она плавно снижается до изометрического и, потом, низкого поперечного сечения (кадоцерасовая стадия). Это хорошо видно на примере *C. sokolovi* (рис. 1.6.28-29): изменение пропорций образует тренд с высоким коэффициентом корреляции (0,87). У *Funiferites* пропорции оборотов не меняются в морфогенезе (коэффициент корреляции находится в пределах 0,0095-0,23) – тип морфогенеза противоположный, по сравнению с предковыми кадоцерасами.

**Состав.** 3 вида: типовой вид, *F. patruus* (Eichwald) и *F. allae* (Kiselev).

**Замечания.** Ю.С.Репин (2002) выделил новый подрод *Chamoussetia (Platyhamoussetia)*, в состав которого он поместил два вида: *C. (P.) dertevi* Repin (типовой вид) и *F. funiferus* (Phillips). Непосредственное изучение нами голотипа *C.(P.) dertevi* (музей ВНИГРИ, № 859/42, изображен в [ibid, с. 36, рис. 1]) показало, что он происходит не с р. Адзьвы, как указывает автор вида, а с р. Печоры из эрратического валуна и не имеет точной привязки. Идентичные по матриксу и сохранности ископаемых конкреции с *Chamoussetia chamousseti* (Orb.) нередко встречаются в четвертичных отложениях, обнажающихся по правому берегу среднего течения р. Печоры. Голотип *C.(P.) dertevi* относится к уплощенной морфе *C. chamousseti*, что подтверждается и наличием отпечатка микроконха этого вида – *Pseudocadoceras boreale* (Buckm.) на жилой камере образца. Таким образом, таксон *Platyhamoussetia* следует считать младшим синонимом рода *Chamoussetia*.

**Распространение.** Средний келловей, зона Coronatum, подзона Grossouvrei, биогоризонт Grossouvrei – верхний келловей, зона Athleta Европейской России; зона Athleta Англии, Франции, Германии, Литвы.

*Funiferites allae* (Kiselev, 1999)

*Funiferites allae allae* (Kiselev, 1999)

**Табл. 64, фиг. 1-3, табл. 65, фиг. 1,2**

*Eboraciceras* sp. nov.: Ротките, 1987, с. 17, табл. IV, фиг. 6.

*Cadoceras allae*: Киселев, 1999, с. 96, табл. 3, фиг. 1-3, 9,8 (только).

*Funiferites allae allae*: Kiselev, Rogov, 2018, pl. 5, fig. 1-3; pl. 6, fig. 1,2

Г о л о т и п. Экземпляр ЯрГПУ № 7/1; Рязанская область, г. Михайлов, разрез «Михайловцемент-I» слой 7 (нижняя часть); средний келловой, зона Coronatum, подзона Grossouvrei.

О п и с а н и е. Конечный диаметр раковины неизвестен. Обороты инволютные, вздутые. Wh/Wb редко превышает единицу, в основном при  $D=30-35$  мм. Стадия высоких оборотов, с устьевым отношением примерно равным 1 в начале и конце стадии, наступает при  $D = 20-30$  мм. Конец этой стадии отмечается при  $D= 35-55$  мм. На этой стадии поперечное сечение имеет характерную субквадратно-овальную форму: умбиликальные стенки низкие и отвесные, с округлым, но крутым перегибом; боковые стороны плоские и совершенно параллельные плоскости спирали, занимают примерно чуть больше половины боковой высоты оборота, и переходят с округлым перегибом в широкую вентральную сторону. Вентральное заострение отсутствует. Подобная форма поперечного сечения сохраняется довольно долго, до  $D=50$  мм, при этом боковые стороны постепенно вытесняются вентральной стороной, соединяющейся с умбиликальным перегибом.

Скульптура выражена слабо, начинается сравнительно поздно (10-12 мм) и заканчивается, сравнительно, рано (35-40 мм), состоит из низких, однообразных по высоте ребер. Последние очень хорошо дифференцированы (коэффициент ветвления 2,57-3,1), простые ребра отсутствуют, доминируют трехраздельные ребра. Ребра прорзидиатные, со слабым наклоном, имеют синусоидальную форму. Оба синуса, боковой и вентральный, имеют сильный выгиб в сторону устья. Вершина бокового синуса находится в точке ветвления ребер, в нижней трети высоты оборота. Вентральный синус острый и временами создает впечатление ложной заостренности вентера. С возрастом, все элементы скульптуры исчезают синхронно или с некоторым запаздыванием вентральных ребер. Линии нарастания на поздних оборотах также имеют синусообразную форму.

Р а з м е р ы в м м и о т н о ш е н и я :

	Д	В	Ш	У	В/ Ш	U%
7/1 голотип	64,3	33,4	46,5	14,1	0,7	22,02
7/2 паратип	50,8	24,5	25,7	10,4	0,9	20,58
7/9	20,3	9,1	9,31	5,02	0,98	24,77

M:7/315	53	23,6	33,4	8,5	0,7	16,03
M/42	49,7	24	25	8,2	0,96	16,49
	37,4	19	18,2	6,6	1,04	17,64
MЦ:7-6	70,2	36	40,3	14,6	0,89	20,79
	54,6	26,5	30	11,1	0,88	20,33
MЦ:7-5	70,4	35	42,4	11,05	0,82	15,69
	54,1	31,2	29,5	9	1,05	16,63
MЦ:7-7	50,2	24,2	28,2	9,4	0,86	18,72
	40,2	19,4	21,2	8	0,9	19,9
MЦ:7-10	37,5	17,5	17	8	1,03	21,33
	27,4	13	12,4	6,15	1,05	22,44
A125	33,2	15,6	15	6	1,04	18,07
A127	28,3	14	12,5	5,5	1,12	19,43
MЦ:7-8	21	10,3	8,7	4,2	1,18	20
	29,6	14,4	14,3	5,6	1,01	18,92
MK319	20	9	10,6	5,2	0,85	26
	15,5	7,2	7,7	4,3	0,9	27,74
ЗН530	21,3	9,7	10,4	5	0,93	23,47
M:7-20	17,4	8,3	8,2	3,5	1,012	20,11
M.360	16	6,8	7,5	3	0,9	18,75
M. 300	37,4	19,1	15,2	6,7	1,25	17,91
	32,2	15,6	12,7	5,6	1,22	17,39
	23,2	10,7	9	4,3	1,18	18,53

Сравнение. Главное отличие данного подвида от стратиграфически предшествующего ему близкого вида *Cadoceras proniense* Sasonov и его викарирующего аналога *C. wosnessenskii* (Grew.) – отсутствие кадиконической стадии на взрослых оборотах и заметная синусоидальная изогнутость скульптуры на средних оборотах. Поперечное сечение на средних оборотах может быть близким, но среднестатистически оно более высокое (рис. 1.6.29). Гомеоморфным аналогом данного подвида на стадии высоких оборотов (предкадоцеровая стадия) или в начале кадоцеровой стадии является нижнекелловейский (подзона Enodatum) вид *C. (Rondiceras) tscheffkini* (Orbigny). По общим пропорциям раковины и выраженности скульптуры они могут быть почти неотличимы. Описываемый подвид на той же стадии отличается заметной синусоидальной изогнутостью ребер.

Распространение. Средний келловей, зона Coronatum, подзона Grossouvrei – верхний келловей, подзона Phaeinum центральных областей Европейской России и Литвы (Попеляны).

Материал. 31 экз. - г. Михайлов (Рязанская обл.); 1 экз. – Москва-Сити (Московская обл.).

*Funiferites allae compressus* Kiselev, 2018

Табл. 64, фиг. 4-6

*Cadoceras allae*: Киселев, 1999 с. 96, табл. 3, фиг. 4-7 (только).

“*Ammonites*” *patruus* (pars): Митга, 2000, табл. 55, фиг. 2,3,9.

*Funiferites allae compressum*: Kiselev, Rogov, 2018, pl. 5, fig. 4-6

Г о л о т и п. Экземпляр ЯрГПУ № МЦ:7-1; Рязанская область, г. Михайлов, разрез «Михайловцемент-1», слой 7 (средняя часть); верхний келловей, зона *Athleta*, подзона *Pronia* (нижняя часть).

О п и с а н и е. Максимальный диаметр раковины измерен перед началом финального разворота спирали у единственного экземпляра (колл. ГБОУ МДЭБЦ) и равен 128 мм. Реконструированный конечный диаметр раковины (на КЖК) составляет около 205 мм. Обороты полуинволютные, дисконические. Поперечное сечение оборота высокое, редко бывает изометрическим и никогда не бывает низким на средних и взрослых оборотах. Стадия высоких оборотов растянута и наступает при  $D = 10-15$  мм, заканчивается до  $D = 70$  мм или не заканчивается вообще. На этой стадии поперечное сечение имеет характерную субтреугольно-овальную форму: умбиликальные стенки низкие и отвесные, со слегка округленным перегибом; боковые стороны наклоненные, высокие, плавно переходящие в округлую вентральную сторону. Вентральное заострение отсутствует. Подобная форма поперечного сечения сохраняется на всех стадиях морфогенеза.

Скульптура, как и у номинального подвида.

Размеры в мм и отношения:

	Д	В	Ш	У	В/Ш	U%
7/8	32,6	16,25	12,94	6,13	1,25	18,8
2/20	37	18,6	15,2	7	1,22	18,9
М:7-10	40,5	20	15,5	9,5	1,29	23,4
А34	46,2	23,5	17,4	5,7	1,35	12,3
	37	19	14,1	5,1	1,34	13,7
МЦ:7-2	71,5	37	37	10,2	1	14,26
МЦ:7-1 holotype	70	35,2	31,5	9,3	1,11	13,28
	52,4	27	22	7,8	1,22	14,88
МЦ:7-4	46,2	24,15	19,6	7,5	1,23	16,23
	36,2	19	14,3	6,25	1,32	17,26
МЦ:7-11	45,4	23,5	20,1	7,4	1,16	16,29
	34,6	18,2	14,5	6,3	1,25	18,21
МЦ:8-3	60	31,1	23,6	8,7	1,31	14,5
	43,5	21,6	16,3	7,4	1,32	17,01
М550	15,2	6,6	6,3	3,5	1,04	23,02
МЦ467	24,6	11,3	10	5	1,13	20,32
В285	35,5	18	14	5,5	1,28	15,49
	26,5	13,3	10,3	5,2	1,29	19,62

С р а в н е н и е. От номинального подвида отличается более высокими оборотами на всех стадиях морфогенеза. По сравнению с другими фуниферитесами (*F. patruus*

(Eichwald) и *F. funiferus* (Phillips)) у данного подвида поперечное сечение, наоборот, существенно ниже (рис. 1.6.28-29).

Хроноподвиды *F. allae*, отличающиеся по степени бокового уплощения раковины, напоминают морфы среднекелловейского вида *Cadoceras (Rondiceras) milashevici* (Nikitin) – *C. (R.) milashevici* morpha *milashevici* (с низким поперечным сечением) и *C.(R.) milashevici* morpha *compressus* (Nikitin) (с более уплощенной с боков раковиной). Первая морфа напоминает *F. allae* s. str., а вторая - *F. allae compressus*. Это сходство является несомненным проявлением параллелизма, тем не менее, оно может быть настолько велико при одном и том же диаметре раковины, что может привести к ошибочной диагностике. Главное отличие упомянутых видов – наличие или отсутствие в морфогенезе кадиконической стадии: у *Funiferites* она не наблюдается, в то время как у *C. (Rondiceras)* она есть. На стадии высоких оборотов *C.(R.) milashevici* отличается редукцией скульптуры на боковых сторонах или на всей раковине, что не характерно для *Funiferites*.

Гомеоморфными аналогами *F. allae compressus* также являются большинство видов рода *Stenocadoceras* (Imlay). Несомненно, что описываемый подвид является одним из нескольких среднерусских викариатов этого арктического рода. Сходство между ними иногда настолько велико по общему ходу морфогенеза (отсутствие кадиконической стадии) и форме раковины (высокое субпрямоугольное или субтреугольное поперечное сечение с округлым, не приостренным, вентером), что отличить их почти невозможно. Особенно сильное сходство наблюдается у видов с мало рельефной скульптурой на средних оборотах, например у *S. multicoatum* (Imlay) (Imlay, 1953, pl. 44, f. 1-16). Главное отличие *F. allae compressus* состоит в синусоидально изогнутой форме ребер, в то время как у всех *Stenocadoceras* они серповидно-прорзиррадиатные. Стенокадоидный морфотип не раз возникал в келловее в разных группах (*Cadochamousetia*, *Cadoceras (Rondiceras)*, *Longaeviceras*, *Stenocadoceras* и *Funiferites*), заполняя собственную адаптивную зону в разных палеобиогеографических областях.

Распространение. Верхний келловей, зона *Athleta*, подзона *Pronia*e (нижняя часть) центральных областей Европейской России.

Материал. 15 экз. - г. Михайлов (Рязанская обл.); 2 экз. - д. Бурдово (Костромская обл.).

*Funiferites patruus* (Eichwald, 1868) emend. (Nikitin, 1885)

Табл. 64, фиг. 7-10



*Ammonites patruus*: Eichwald, 1865-68, с. 1061, табл. 34, фиг. 6.

*Cadoceras patruum*: Nikitin, 1885, с. 60, табл. (XI)XIII, фиг. 59, 60.

*Cadoceras (Cadoceras) patruum*: Киселев, 1999, с. 97, табл. 3, фиг. 10-12; табл. 4, фиг. 1-5

“*Ammonites*” *patruus* (pars): Митта, 2000, с. 60-61, табл. 55, фиг. 1, 4-8; табл. 56, фиг. 1,2; табл. 57, фиг. 1.

*Funiferites patruus*: Kiselev, Rogov, 2018, pl. 5, fig. 7-10

Лектотип - экземпляр, изображенный Эйхвальдом (Eichwald, 1865-68, табл. 34, фиг. 6). Верхний келловей Центральной России (д. Кольцово, Тверская обл.).

Описание. Конечный диаметр раковины достоверно неизвестен. В нашем распоряжении имеется только один образец с фрагментом конечной жилой камеры, реконструированным диаметр которой составляет 178 мм. Соответственно, конечный диаметр на КЖК может достигать до 200 мм. Обороты весьма инволютные на средних и поздних стадиях морфогенеза. Наибольший диаметр умбилика наблюдается на ранних оборотах и постепенно он уменьшается до самых низких значений. Поперечное сечение оборотов высокое, начиная с самых ранних стадий. В/Ш равно 1 уже при  $D=7-10$  мм, и в дальнейшем повышается. Форма поперечного сечения на ранних и средних оборотах субпрямоугольная с низкой и крутой умбиликальной стенкой, на поздних - субтреугольная килеватая, при этом пупковая стенка становится более полой и округлой.

Скульптура полностью развита при  $D=20-30$  мм, после чего пропадает на умбиликальном перегибе, затем на боковых сторонах и при  $D=80-100$  мм исчезает на вентральной стороне, после чего раковина становится полностью гладкой. Ребристость очень дифференцирована: двухраздельные ребра почти отсутствуют, преобладают трех и четырехраздельные ребра. Коэффициент ветвления составляет 2,6-2,8. Двухраздельные ребра преобладают только при  $D=10-15$  мм. Ребра низкие, прорзиррадиатные. Форма ребер на всех оборотах почти прямая, с еле заметным синусоидальным изгибом, состоящим из бокового и вентрального выгиба.

Размеры в мм и отношения:

	Д	В	Ш	У	В/Ш	U%
М:7/890	46,4	23,6	16	6,3	1,47	13,57
МЦ-1/485	36,6	18,2	14	6,2	1,3	16,93
	27,4	13,3	10,2	4,4	1,30	16,05
МЦ-1/480	38,4	18,1	15,2	7,1	1,19	18,48
	28	18	10,3	6	1,74	21,42
МГ/2-5	72,3	38,4	25	8,5	1,53	11,75
	52,3	27,5	18,2	7,7	1,51	14,72
МЦ:8-2	52,5	28	17,2	7,5	1,62	14,28
	39	21,3	12,25	6,4	1,73	16,41
МЦ:8-1	54,2	28,5	21	8,3	1,35	15,31

	43,1	22	16,3	7,4	1,34	17,16
A26	32,1	16,2	12	5,6	1,35	17,44
M:7-13	31,1	15,5	10,5	6	1,47	19,29
	22,3	11	8	5	1,37	22,42
A149	18,5	9,3	6,2	3,4	1,5	18,37
B630	17,5	9,3	6,3	3,1	1,47	17,71

Сравнение. От *F. allae compressus* данный вид отличается на всех стадиях онтогенеза выпрямленной скульптурой, более высокими и инволютными оборотами. Аналогичным образом, а так же более дифференцированной скульптурой на всех стадиях морфогенеза и синусоидальной изогнутостью ребер, он отличается от *Stenocadoceras*.

З а м е ч а н и я. Лектотип (Митта, 2000, табл. 55, фиг. 1) и паралектотип (ibid, табл. 55, фиг. 1) кардинально отличаются по пропорциям поперечного сечения: паралектотип, отвечающий взрослой стадии морфогенеза, характеризуется В/Ш=1,08, что совсем не характерно для данного вида. При В=54 мм у паралектотипа (фрагмент оборота) его реконструированный (по регрессионной формуле  $D=1,9943B-1,3173$ ) диаметр составляет 106,3 мм. Указанная пропорция поперечного сечения при данном диаметре не входит в диапазон изменчивости *F. patrius* и отвечает взрослым оборотам лишь *F. allae compressus* (рис. 1.7.13). Поэтому паралектотип вида, а так же несколько образцов, изображенным в работе Митта (2000) (см. выше), нами введено в синонимику *F. allae compressus*.

Распространение. Верхний келловей, зона Athleta, подзона Proniae (верхняя часть) центральных областей Европейской России (Рязанская, Московская, Тверская и Костромская обл.).

Материал. 21 экз. – г. Михайлов (Рязанская обл.), 2 экз. – пос. Алпатьево (Московская обл.).

Подрод *Eichwaldiceras* Buckman, 1920

*Cadoceras (Eichwaldiceras) intermedium* Kiselev, 2018

**Табл. 68, фиг. 1-5**

*Cadoceras (Eichwaldiceras) intermedium*: Kiselev, Rogov, 2018, p. 126, pl. 9, fig. 1-5

Г о л о т и п. Экземпляр ЯрГПУ № М7-54; Рязанская область, г. Михайлов, разрез «Михайловцемент-1», слой 7 (нижняя часть); средний келловей, зона Coronatum, подзона Grossouvrei.

О п и с а н и е. Конечный диаметр раковины неизвестен. Обороты полуинволютные или полуэволютные. Поперечное сечение оборота низкое и никогда не бывает изометрическим в морфогенезе. Стадия высоких оборотов отсутствует. Форма поперечного сечения округлая широко-овальная, умбиликальные стенки пологие, с

округленным перегибом; вентральная сторона широкая и округлая. В морфогенезе какие-либо явные тенденции изменения формы раковины не наблюдаются.

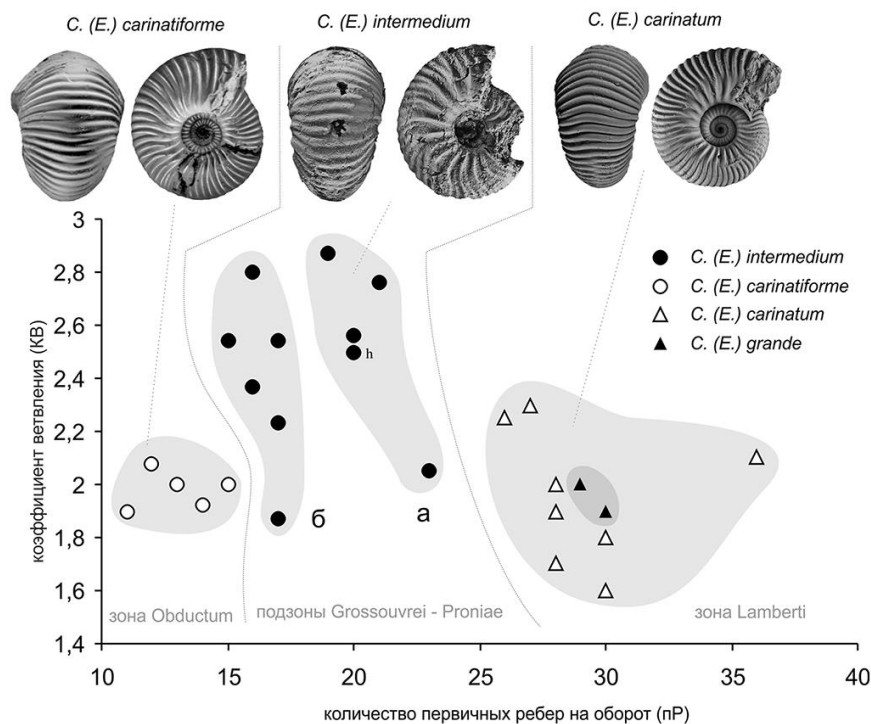
Ребра резко рурзирадиатные, плавно переходящие через вентральную сторону без синусоидальных изгибов. Коэффициент ветвления высокий, обусловлен чередованием двойных и тройных вторичных ребер, приблизительно в равном соотношении. Точка ветвления совпадает с местом рурзирадиатного изгиба ребер.

Размеры в мм и отношения:

	параметры формы						Параметры скульптуры	
	Д	В	Ш	У	В / Ш	U%	пР	КВ
М7-54 голотип	33,1	15,2	21,31	8,03	0,71	24,27	20	2,5
М7-55 паратип	28,4	13,2	14,4	7,2	0,92	25,35	15	2,54
М7-56 паратип	20,2	8,97	11,2	5,6	0,8	28	20	2,56
МН-155/1 паратип	14,6	6,2	6,7	4,2	0,92	28,76	17	1,87
М7-57 паратип	19,4	7,64	9,36	5,92	0,82	30,5	16	2,8
М-155 паратип	19,2	8	8,45	6,2	0,94	32,29	16	2,37
МГ/2-13 паратип	19,15	7	8,8	5,6	0,79	29,2	17	2,54
РС-1	33,06	15,42	22,45	9,86	0,69	29,82	19	2,87
РС-2	27,7	12,02	14,33	7,95	0,84	28,6	21	2,76
РС-3	22,65	8,7	9,32	8,08	0,93	35,69	23	2,05
РС-4	30	10,1	12,03	11,27	0,84	37,56	17	2,23

Изменчивость. Внутри популяции наблюдается неотчетливая тенденция дифференциации вида на две формы: редкорребристые (pR=15-17), с более грубыми и рельефными ребрами, и часторребристые (pR=19-23), со сглаженными ребрами. Некоторые редкорребристые экземпляры при небольшом диаметре раковины имеют определенное сходство с микроконхами, однако наличие промежуточных форм между ними и явными макроконховыми экземплярами не позволяет отделять микроконхи от всей выборки. Отсутствие конечных жилых камер, обусловленное особенностью сохранности раковин в разрезах у г. Михайлов, также затрудняет выделение морфологических групп. Стратиграфическое распределение редко- и часторребристых вариантов тоже неотчетливо, тем не менее отмечено, что часторребристые формы, к которым относится голотип вида, больше приурочены к среднему келловею (подзона Grossouvrei), в то время как редкорребристые – к верхнему (подзона Proniae).

Сравнение. Основные отличия между видами *C. (Eichwaldiceras)* состоят в неодинаковой плотности ребристости (рис. 1.7.12). Увеличение плотности ребер происходит на протяжении среднего-позднего келловея от редкорребристых *C. (E.) carinatiforme* до *C. (E.) carinatum*. В целом, вид занимает промежуточную позицию как стратиграфически, так и филогенетически, между этими видами, что отражено в его названии.



**Рис. 1.7.12.** Распределение 4 видов *Cadoceras* (*Eichwaldiceras*) по признакам скульптуры. На фотоизображениях показаны следующие образцы: *C. (E.) carinatiforme* Kiselev – голотип: экз. ЯрГПУ 3/37, р. Унжа, д. Половчиново (Костромская обл.), подзона Obductum, D=35 мм; *C. (E.) intermedium* Kiselev – голотип, экз. ЯрГПУ № М7-54; разрез «Михайловцемент-1», слой 7 (нижняя часть), подзона Grossouvrei, D=33,1 мм; *C. (E.) carinatum* (Eichwald) – экз. ЯрГПУ D1-70, Разрез «Дубки» (Саратовская область), слой 1 (+30 см), биогоризонт *henrici*, D=34 мм (из [Kiselev, Rogov, 2018]).

Также, от близких видов - типового *C. (E.) carinatum* (Eichwald) (Eichwald, 1868, табл. XXXIV, фиг. 8) и *C. (E.) grande* (Arkel) (Douvillе, 1912, табл. IV, фиг. 56-58), распространенных стратиграфически выше, в зоне Lamberti, новый вид отличается отсутствием синусоидального (каринатного) изгиба ребер на вентере и высоким коэффициентом ветвления. Наиболее близок к *C. (E.) intermedium* стратиграфически (подзона Obductum) и филогенетически предшествующий ему *C. (E.) carinatiforme* Kiselev (Киселев, 1999, табл. 1, фиг. 1-5). Он отличается от нового вида низким поперечным сечением на всех оборотах и более редкими первичными ребрами.

**Замечание.** Включение описываемого вида, как и более древнего *C. carinatiforme*, в состав *Eichwaldiceras* носит, в определенной степени, искусственный характер. Вполне возможно, что рурзикостатный кадиконический морфотип возникал в келловее итеративно несколько раз.

**Распространение.** Средний келловей, зона Coronatum, подзона Grossouvrei - верхний келловей, зона Athleta, подзона Proniae Рязанской области.

**Материал.** 7 экз. - г. Михайлов (Рязанская обл.).

Подсемейство QUENSTEDTOCERATINAE Meledina, 1977

Род *Lamberticeras* Buckman, 1920

Типовой вид: *Ammonites lamberti* Sowerby (Sowerby, 1821, с. 73, табл. 242, фиг. 1-3). Верхний келловей Англии.

Описание. Раковина макроконхового типа, с терминальным размером до 25 см, платиконическая или дисконическая на средних и поздних оборотах, умеренно инволютная или инволютная, реже полуэволютная. Максимальная высота поперечного сечения наблюдается на средних оборотах (В/Ш всегда превышает 1 и достигает 1,5), на поздних оборотах поперечное сечение остается высоким или становится изометрическим (В/Ш=1) и редко низким (В/Ш<1). Кадиконическая стадия отсутствует. Ребра прорзирдиатные, серповидно изогнутые. Двухветвистые ребра чередуются с простыми и вставными в разном соотношении. На средних оборотах ребра соединяются на вентральной стороне и образуют шнуровидный тупой киль. На взрослых оборотах килеватость отсутствует и вентральная сторона округлая.

Видовой состав: *Lamberticeras lamberti* (Sow.); *L. henrici* (Douv.) (Douville, 1912, стр. 55, табл. 4, фиг. 34-37), *L. praelamberti* (Douv.) (Douville, 1912, стр. 57, табл. 4, фиг. 39-42), *L. gregarium* (Leckenby) (Buckman, 1918, табл. 117b); *L. pseudolamberti* (Sintzow) (Лагузен, 1883, табл. 4, фиг. 4) (= *Q. irinae* Sasonov [Сазонов, 1957, табл. 10, фиг. 1]).

Замечания. Виды, отнесенные здесь к *Lamberticeras*, обычно рассматриваются как характерные представители рода *Quenstedtoceras*, однако использование *Quenstedtoceras* (в традиционном понимании) в практике таксономических определений осложняется из-за сложившихся противоречий номенклатурного характера. Последовательность накопления этих противоречий совпадает с появлением нижеследующих номенклатурных инноваций:

**1821.** Выделение видов *Ammonites lamberti* (Sowerby, 1821, с. 73, табл. 242, фиг. 1-3) и *Amm. leachi* (ibid., с. 73, табл. 242, фиг. 4).

**1877.** Выделение рода *Quenstedtoceras* (как *Quenstedioceras* - Hyatt, 1877, стр. 390) без описания, но с указанием единственного вида *Q. leachi*.

**1881.** Выделение «группы Lambertii» в роде *Amaltheus* (Никитин, 1881, стр. 264), к которой отнесены виды *Amaltheus lamberti* (Sow.), *A. leachi* (Sow.) (non *Q. leachi* (Sow.) sensu

- Arkell, 1939 – Никитиным (1881, табл. 1, фиг. 5,6) изображены исключительно макроконхи, *A. sutherlandiae* (Murch.), *A. rybiskianus* Nik. и *A. mologae* Nik.
- 1884.** Первый диагноз рода *Quenstedtoceras* (как *Quenstedioceras* - С.Н. Никитин, 1884, стр. 58) с написанием “*Quenstedioceras* nov. gen.”.
- 1886.** С.Н. Никитин (1886) впервые использовал написание *Quenstedticeras* для *Quenstedioceras*.
- 1889.** Ромпеckj (1889) предложил использовать название *Quenstedtoceras* для *Quenstedioceras*.
- 1900.** Хайат (Hyatt, 1900) предложил изменить название *Quenstedioceras* на *Quenstedtoceras*
- 1918.** Обозначение типового вида рода *Quenstedtoceras* С. Бакменом (Buckman, 1918, p. xi), предложившим в качестве типа *Q. leachi* (Sow.): “Genus, *Quenstedtoceras*, Hyatt, 1876: Type, *Q. leachii*, Hyatt (*Am. leachi*, J. Sowerby, Min. Conch., Aug. 1819, ccxlii, f. 4)”. К этому роду он относит и выделенный им вид *Q. williamsoni* Buckman, 1918 (pl. 118b).
- 1918.** Выделение рода *Vertumnicerias* (Buckman, 1918, p. 14) с типовым видом *Am. vertumnus* (голотип: Leckenby, 1859, pl. I, fig. 3, Buckman, 1918, pl. CXVIa,b,c)
- 1920.** Выделение рода *Lamberticerias* с подробным диагнозом и обозначением типового вида *L. lamberti* (Buckman, 1920, p. 14-15, pl. 154): «*Lamberticerias*, g. n. Genoholotype, *L. lamberti*, J. Sowerby sp. — a topotype so identified, in Mr. Tutchter’s Coll. (Pl. CLIV)».
- 1920.** Выделение рода *Bourkelamberticerias* (Buckman, 1920, p. 17, pl. 154): «*Bourkelamberticerias* instead of *Lamberticerias* — the species was named after Aylmer Bourke Lambert (J. Sow. Ill, 73)».
- 1937.** Первое использование названия *Bourkelamberticerias* в качестве подрода *Quenstedtoceras* (Maire, 1937). В составе рода указаны 5 видов и 11 вариаций: *Q. (Bourkelamberticerias) intermissum* Buckman; *Q. (B.) intermissum* var. *orbis* nov.; *Q. (B.) intermissum* var. *armata* nov.; *Q. (B.) intermissum* var. *subftexicostatum* Sintzow. nom. mut.; *Q. (B.) Roberti* nov.; *Q. (B.) flexicostatum* Phillips; *Q. (B.) flexicostatum* var. *Orbigny* nom. mut.; *Q. (B.) flexicostatum* var. *Zieten* nom. mut., *Q. (B.) praelamberti* Douville; *Q. (B.) lamberti* (Sow.); *Q. (B.) lamberti* var. *macer*. nom. mut.; *Q. (B.) lamberti* var. *gregariaeformis* nov.; *Q. (B.) lamberti* var. *intermedia* nom. mut.; *Q. (B.) lamberti* var. *Quenstedti* nom. mut.; *Q. (B.) lamberti* var. *pseudo-Mariae* nom. mut.; *Q. (B.) lamberti* var. *Bertrandi* Petitclerc nom. mut.

- 1939.** Обозначение неотипа для *Quenstedtoceras leachi* (Sow.), типового вида рода *Quenstedtoceras* У. Аркеллом (Arkell, 1939, p. 168, pl. X, fig. 5). Морфологические особенности неотипа полностью отвечают диагнозу рода *Vertumnicerias* Buckman, 1918. По этой причине Аркелл род *Vertumnicerias* рассматривает как младший синоним рода *Quenstedtoceras*. В этой же работе Аркелл применяет название *Bourkelamberticeras* в качестве подрода *Quenstedtoceras*.
- 1949.** Первое указание на двойное авторство рода *Quenstedtoceras* в виде “*Quenstedticeras* Nyatt, 1977, emend Nikitin, 1884” (Крымголец, 1949, с. 200).
- 1955.** Добавление в "Official list of generic names in zoology" рода *Lamberticeras*: «*Lamberticeras* Buckman (S.), 1920 (gender: neuter) (type species, by original designation: *Ammonites lamberti* Sowerby (J.), 1819)» (ICZN, 1955, opinion 324j, p. 230)
- 1957.** Использование названия *Lamberticeras* в качестве подрода *Quenstedtoceras* в Treatise (Arkell et. al, 1957, p. L304). При этом название *Bourkelamberticeras* рассматривается в качестве объективного синонима. Этот же подход используется и в новой версии Treatise (Howarth, 2017).
- 1958.** Обозначение *Ammonites lamberti* (Sowerby) в качестве типа рода *Quenstedtoceras* (с написанием рода *Quenstedticeras*) в (Крымголец и др., 1958, стр. 79). При этом род *Vertumnicerias* рассматривается как младший синоним рода *Quenstedtoceras*.
- 1977.** Обозначение *Ammonites lamberti* (Sowerby) в качестве типа рода *Quenstedtoceras* С.В.Мелединой (1977, стр. 9-18). Соответственно, названия *Lamberticeras* и *Bourkelamberticeras* рассматриваются как невалидные, а род *Vertumnicerias* как валидный. Это решение основано на изучении работ С.Н. Никитина (1881, 1884), в которых дано первое описание рода *Quenstedtoceras* и обозначение типового вида.

Основные противоречия в диагностике рода *Quenstedtoceras* связаны выбором типового вида. Исторически сложилось два различных варианта решения этой проблемы, один из них разработан британскими, второй русскими специалистами:

**Первый вариант** (Buckman, 1918, Arkell, 1939):

типом рода по монотипии является *Amm. leachi* (Sowerby) и, соответственно, род *Quenstedtoceras* является старшим синонимом рода *Vertumnicerias* Buckman. В качестве неотипа *Q. leachi* У. Аркеллом выбран микроконх, поэтому, *Quenstedtoceras* s. str. должен рассматриваться как микроконховый таксон. Этой версии номенклатуры рода придерживался также Н.Т.Сазонов (1965).

**Второй вариант** (Никитин, 1881, 1884; Крымголец, 1949; Меледина, 1977):

типом рода является *Amm. lamberti* (Sowerby) - макроконх, поэтому *Quenstedtoceras* s. str. является макроконховым таксоном, а названия *Lamberticeras* и *Bourkelamberticeras* следует считать младшими синонимами.

Наиболее оптимальным решением рассмотренной проблемы было бы использование номенклатурного подхода на основе диагноза *Quenstedtoceras*, предложенного С.Н. Никитиным. Это позволило бы сократить часть избыточных таксонов с сомнительной номенклатурой и сохранить микроконховый род *Vertumniceras*. Однако, род *Quenstedtoceras* с типовым видом *Amm. leachi* (Sowerby) обладает всеми признаками пригодности по правилам ICZN. На действие Никитина не распространяется правило первого ревизирующего (ICZN, статья 24), поскольку при выделении рода А.Хайет дал указание на название видовой группы (*ibid.*, статья 12(b)(5), поясняющая слово «указание» для названий, опубликованных до 1931 г.). После выделения неотипа *Q. leachi* понимание этого вида утратило двусмысленность и в узком смысле род *Quenstedtoceras* следует понимать как микроконховый.

При таком подходе возникают сложности в связи с выбором родового названия для аммонитов группы *Amm. lamberti* из двух наименований: *Lamberticeras* и *Bourkelamberticeras*. Выше показано, что путаница в этом вопросе была заложена автором этих родов С. Бакменом, который в марте 1920 г. выделил род *Lamberticeras*, в июне того же года предложил отказаться от его названия и заменить на *Bourkelamberticeras*. Это решение Бакмена привело к тому, что оба названия стали неустойчивыми в употреблении. Так, У. Аркелл (Arkell, 1939) первоначально использовал название *Bourkelamberticeras*. Это название использовалось также В. Мэром (Maire, 1937), Дж. Ширардином (Schirardin, 1958) и Н.Т.Сазоновым (1965). Позднее Аркелл заменил его на *Lamberticeras* (Arkell et al., 1957). Оно было закреплено как валидное решением международной комиссии по зоологической номенклатуре (ICZN, 1955, opinion 324-j). В предварительном добавлении в официальный лист родовых наименований У. Аркелл (1951, p. 225) мотивировал свое решение следующим образом: «The name *Lamberticeras* was first published as a nomen nudum by Kilian in 1910 (*Lethaea geognostica*. Z (No. 1) (Lief. 2): 194). Possessing no status in zoological nomenclature, the name *Lamberticeras* Kilian, 1910, does not invalidate the later name *Lamberticeras* Buckman, 1920. On erroneous information that the opposite was the case Buckman (1920, *Type Ammonites* 3:17) renamed his genus *Bourkelamberticeras*. Both the nomen nudum *Lamberticeras* Kilian, 1910, and the junior objective synonym *Bourkelamberticeras* Buckman (S.), 1920, should now be relegated to the Official Index of Rejected and Invalid Generic Names in Zoology».



### *Заключение по разделу*

Совершенствование систематики кардиоцератид, важнейшей в стратиграфическом отношении группы аммонитов Панбореальной надобласти, может быть осуществлено только после распознавания параллелизмов и параллельных филогенетических линий - основной проблемы в систематике семейства, которая приводит не только к таксономическим, но и серьезным стратиграфическим ошибкам. Для решения этой проблемы необходимо использование тонких методов изучения морфогенеза на обязательной морфометрической основе, что позволяет выявить наиболее существенные признаки, имеющие высокое таксономическое, а в отдельных случаях и стратиграфическое значение. К ним относятся, в первую очередь, морфогенетические признаки основного звена эволюции всего семейства (особенности стадии высоких оборотов), соотношение которых изменялось, в целом, синхронно (как минимум, в масштабе фазы) в различных филолиниях, в том числе и параллельно развивавшихся в разных регионах. Высокое таксономическое значение для демаркации таксонов родового и подродового ранга имеет тип морфогенеза ведущих морфологических признаков раковины, в первую очередь умбилика и пропорций поперечного сечения оборотов. Количественное соотношение морфологических признаков, составляющих основное звено эволюции подсемейств, изменялось с различными темпами в сторону увеличения доли апоморфных признаков в разных филолиниях кардиоцератид. Сравнительная оценка таких темпов также позволяет различать параллелизмы. С другой стороны, таксономическое значение ряда признаков раковины, на основе которых нередко производится разграничение таксонов видовой и родовой группы (длина жилой камеры, пропорции раковины или оборота на одной из стадий морфогенеза и др.), является незначительным и переоцененным.

Детальное изучение филогенеза различных групп кардиоцератид, образующих пучок филолиний, привело к выделению множества хроновидов и хроноподвидов с мельчайшими морфологическими отличиями. Распознавание таких видов можно только после анализа их изменчивости. Разработанная концепция морф внутривидовой изменчивости позволила уточнить критерии видовых границ, благодаря чему проведена ревизия видов, принадлежащим различным родам арктоцефалитин и кадоцератин.

*Результаты, изложенные в данной главе, соответствуют 1 защищаемому положению.*

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

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

#### 2.1.1. Введение

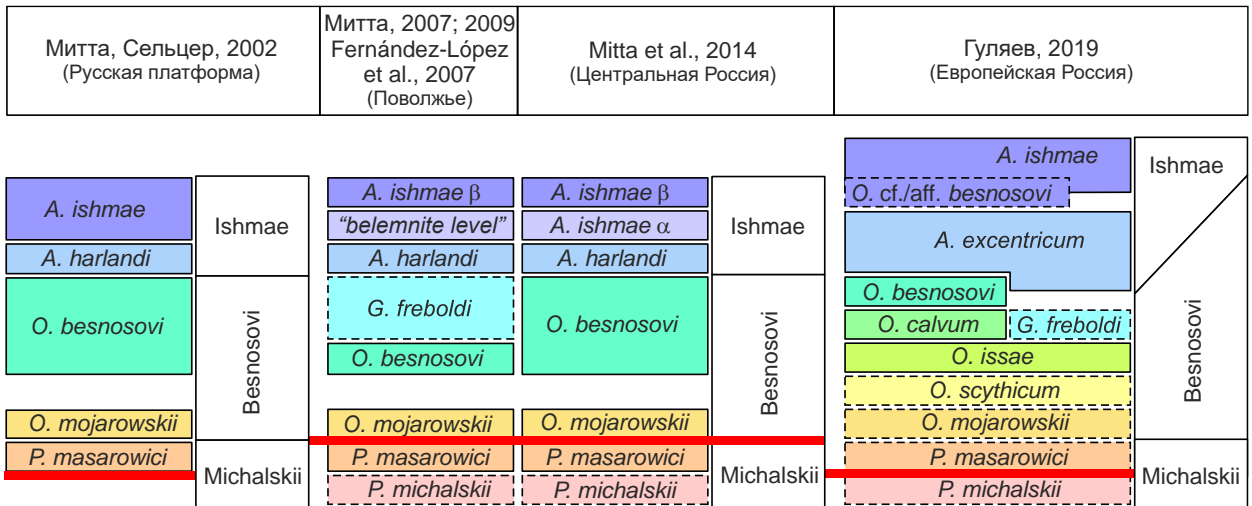
За последние двадцать лет достигнут существенный прогресс в биостратиграфическом изучении верхней части средней юры Европейской России. В результате исследований различными специалистами новых и классических разрезов бата и базального нижнего келловей Центральной России и Печорской плиты выявлена детальная последовательность руководящих групп моллюсков (аммонитов, белемнитов и двустворчатых), разработаны более совершенные модели зонального и инфразонального расчленения, схемы корреляции различных версий биостратиграфических шкал Русской плиты с региональными стандартами Западной Европы и различных регионов Арктики.

Новые данные по биостратиграфии нижнего бата и пограничных горизонтов верхнего байоса были получены в результате изучения разрезов в Среднем и Нижнем Поволжье - Саратовской и Пензенской областях (Митта, Сельцер, 2002; Митта и др., 2004; 2012; Митта, 2007; Mitta et al., 2014; Ипполитов, 2018а,б; Гуляев, 2019), а также в Татарстане (Митта, 2003; 2010; Митта, Дитль, 2012; Митта и др., 2014; Гуляев, 2013; Ипполитов, 2019; Ипполитов, Гуляев, 2017; 2019) и бассейне р. Ижмы (Митта, 2009а; Митта и др., 2013; Mitta et al., 2015; Киселев, 2020а; Захаров и др., 2020). Распределение аммонитов в байос-батском пограничном интервале Русской плиты было существенно уточнено после изучения В.В. Митта (Митта, Сельцер, 2002 и др.) и другими специалистами ключевого по своему значению Сокурского разреза в (окрестности Саратова). В этом разрезе были установлены зоны *Pseudocosmoceras michalskii* и *Arcticoceras ishmae* (последняя впервые в Центральной России) и выделена новая зона *Oraniceras besnosovi*. Совместное нахождение в одних и тех же слоях аммонитов различных подсемейств и семейств - *Pseudocosmoceratinae* (*Parkinsoniidae*), субтетического происхождения, и *Arctoccephalitinae* (*Cardioceratidae*), арктического происхождения, позволило впервые надежно привязать бореальную зону *Ishmae* к нижнему бату (верхняя часть зоны *Zigzag*) региональных зональных стандартов средней юры Западной Европы и вторичных географических стандартов Субсредиземноморской и Средиземноморской провинций. В настоящее время такое положение зоны *Ishmae* признано большинством специалистов, несмотря на то, что еще сравнительно недавно

было принято относить ее к среднему бату. Трехчленное зональное деление терминального байоса-нижнего бата в Сокурском разрезе в объеме зон Michalskii, Besnosovi, Ishmae также стало общепринятым, при этом все три зоны вошли в зональный стандарт средней юры Восточно-Европейской платформы (Унифицированная., 2012).

Другие результаты биостратиграфических исследований терминального байоса-нижнего бата Европейской России, полученные различными специалистами, не являются общепринятыми. Наиболее дискуссионными можно считать вопросы инфразонального расчленения и объема зон Besnosovi и Ishmae; номенклатуры инфразональных подразделений; корреляции зон и биогоризонтов; положения границы байоса-бата; возраст докелловейской толщи средней юры в различных разрезах.

**Инфразональное расчленение и номенклатура** существенно различаются в моделях биостратиграфического расчленения по аммонитам в работах разных авторов, в основном В.В. Митта и Д.Б. Гуляева. В первую очередь это касается зоны Besnosovi: в шкале Митта она состоит из двух (Митта, Сельцер, 2002 и др.), или трех (Митта, 2007) биогоризонтов, а у Гуляева (2019) - не менее шести (**рис. 2.1.1**). Версия Гуляева, с одной стороны, отличается более плотной разбивкой нижней части зоны за счет выделения новых биогоризонтов по видам рода *Oraniceras*, а с другой - расширением объема зоны в верхней ее части за счет включения в нее всех арктикоцерасовых биогоризонтов Сокурского разреза - *harlandi* (=excentricum) и *ishmae* α, расположенных в шкале Митта только в зоне Ishmae. Эти расхождения во многом обусловлены неодинаковой трактовкой одних и тех же экземпляров псевдокосмоцератин (ораницерасов) и арктоцефалитин (арктикоцерасов) Сокурского разреза и пониманием номенклатуры видов. Так, одним из оснований для включения в объем зоны арктикоцерасовых биогоризонтов послужило отнесение ключевого экземпляра аммонита, найденного выше т.н. "белемнитового горизонта" (маркирующий уровень в Сокурском разрезе) к роду *Oraniceras*, в то время как первоначально Митта его рассматривал как *Arcticoceras* (Гуляев, 2019, с. 109). Детализация разбивки нижней части зоны Besnosovi в работе Гуляева, в первую очередь, основана на материале из разрезов Пензенской области (Плетневский карьер). Точное сопоставление выделенных им биогоризонтов с биогоризонтом *besnosovi* из работ Митта затруднено из-за различной трактовки не только аммонитов, но и литологического строения Сокурского разреза. Можно только предполагать, что биогоризонт *besnosovi* в работе Митта имеет больший объем, чем тот же биогоризонт шкалы Гуляева, и соответствует примерно трем верхним биогоризонтам зоны Besnosovi этой же шкалы. К сожалению, в настоящее время это проверить невозможно, поскольку Сокурский разрез уничтожен и недоступен для изучения.



**Рис. 2.1.1.** Сопоставление различных зональных и инфразональных схем расчленения терминального байоса и нижнего бата Европейской России. Красной линией обозначена граница байоса-бата. Эквивалентные биогоризонты отмечены заливкой одного цвета.

**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 (**рис. 2.1.2**). Общая черта, объединяющая различные модели, заключается в близком представлении о положении зон Besnosovi и Ishmae в объеме нижнего бата, соответствующих зонам Convergens и Macrescens. Отличия состоят в положении подошвы и кровли бата. Подошва батского яруса в последних схемах Митта совпадает с подошвой зоны Besnosovi, а в работе Гуляева проходит ниже, внутри зоны Michalskii (как и в первой версии корреляции Митта). Кровля нижнего бата Европейской России совпадает с кровлей верхнего биогоризонта зоны Ishmae (*ishmae* β [Митта и др., 2004; Mitta et al., 2014], = *ishmae* [Гуляев, 2019], = *ishmae ishmae* [Киселев, 2020a]). В схемах Митта этот биогоризонт соответствует кровле зоны (или подзоны) *Tenuiplicatus* нижнего бата Западной Европы, а в схеме Гуляева - только ее подошве. Обе версии корреляции весьма условны, поскольку основаны на косвенных признаках, с учетом последовательности биостратонов в разрезах, сравнения палеомагнитных структур (Митта, 2007), положения арктикоцерасовых биогоризонтов в Восточной Гренландии (по Callomon, 1993). В соответствии с распространением ораницерасов в Западной Европе нижний бат Поволжья должен соответствовать только зоне Zigzag (не выше подзоны *Yeovilensis*). Поскольку явных аналогов аммонитам зоны *Tenuiplicatus* (напр., в Dietze, Dietl, 2006) в разрезах Поволжья не найдено, то, формально, эта зона (или подзона) не должна сопоставляться с кровлей нижнего бата Европейской России. Не исключено, что на территории Печорской плиты зона Ishmae имеет больший объем, чем в Поволжье, поэтому ее кровля может

сопоставляться иначе. Тем не менее, данный вопрос до конца не может быть разрешен на имеющемся материале, поскольку соотношение зоны Ishmae в Поволжье и бассейне Ижмы на инфразональном уровне окончательно не выяснено. Этому препятствует ряд обстоятельств.

Западная Европа			Европейская Россия								
			Митта, Сельцер, 2002	Митта, 2007; 2009 Fernández-López et al., 2007	Mitta et al., 2014	Гуляев, 2019					
БАТ	нижний	Progracilis									
		Tenuiplicatus	<i>A. ishmae</i>	Ishmae	<i>A. ishmae</i> β	<i>A. ishmae</i> β	Ishmae	<i>A. ishmae</i>	Ishmae		
			<i>A. harlandi</i>		"belemnite level"	<i>A. ishmae</i> α					
		Zigzag	Yeovilensis	<i>A. harlandi</i>	<i>A. harlandi</i>	<i>A. harlandi</i>	<i>A. harlandi</i>	Besnosovi	<i>O. cf./aff. besnosovi</i>	Besnosovi	
			Macrescens	<i>O. besnosovi</i>	<i>G. freboldi</i>	<i>O. besnosovi</i>	<i>O. besnosovi</i>		<i>O. besnosovi</i>		<i>A. excentricum</i>
				<i>O. mojarowskii</i>	<i>O. besnosovi</i>	<i>O. mojarowskii</i>	<i>O. mojarowskii</i>		<i>O. mojarowskii</i>		<i>O. calvum</i>
			Convergens	<i>P. masarowici</i>	<i>O. mojarowskii</i>	<i>O. mojarowskii</i>	<i>O. mojarowskii</i>		<i>O. mojarowskii</i>		<i>O. issae</i>
		Parkinsoni	Bomfordi		<i>P. masarowici</i>	<i>P. masarowici</i>	<i>P. masarowici</i>	Michalskii	<i>P. masarowici</i>	Michalskii	
			Truellei / Densicosta		<i>P. michalskii</i>	<i>P. michalskii</i>	<i>P. michalskii</i>		<i>P. michalskii</i>		

**Рис. 2.1.2.** Корреляция различных зональных и инфразональных шкал терминального байоса и нижнего бата Европейской России со стандартной шкалой Западной Европы. Красными линиями обозначены ярусные и подъярусные границы. Эквивалентные биогоризонты отмечены заливкой одного цвета.

С одной стороны, несмотря на интенсивное изучение классических разрезов в бассейне р. Ижмы (Митта, 2009а; Митта и др., 2013; Mitta et al., 2015), достоверная смена видов или подвидов арктикоцерасов в разрезах Ижмы и Дрещанки не подтверждена, поэтому проследить в них уже ставшую канонической гренландскую последовательность *A. harlandi* - *A. ishmae* α - *A. ishmae* β не удастся. В данной работе (по [Киселев, 2020а,б]) все эти виды рассматриваются как синонимы одного подвида *A. ishmae ishmae* (Keys.). С другой стороны, последовательность этих видов в восточно-гренландских разрезах не охарактеризована вместе с описанием палеонтологического материала. Существуют только указания Калломона (Callomon, 1993, tab. 1) на фигуры изображенных арктикоцерасов из работы Спэта (Spath, 1932), которые соответствуют только последним двум формам. Этого явно недостаточно, чтобы показать смену таксонов или хроновариаций в разрезах и конструктивно сравнивать восточно-гренландскую последовательность арктикоцерасов со среднерусской.

### Верхний бат и базальный нижний келловей

Изучение верхнего бата Европейской России в последнее время особенно актуально по нескольким причинам. После обнаружения морских отложений бореального верхнего бата в Среднем Поволжье, первоначально в Нижегородской области (Митта,

Стародубцева, 1998; Гуляев, Киселев, 1999а,б) и, впоследствии, в Мордовии (Митта, 2004а,б; Mitta, 2005), содержащих, преимущественно, восточно-гренландский комплекс аммонитов, появилась возможность реализации ряда трудноразрешимых стратиграфических задач. К числу последних относятся уточнение и детализация стратиграфии отложений вблизи бат-келловейской границы в Европейской России, осуществление прямой корреляции аммонитовых последовательностей Восточной Гренландии и суббореальных областей, повышение точности бореально-тетической корреляции и совершенствование стандартной шкалы Панбореальной надобласти (бореального стандарта (Захаров и др., 1997) или бореального вторичного стандарта (Callomon, 1993; 2003).

К сожалению, стратиграфическое деление верхнего бата в Европейской России крайне запутанное и нестабильное. Интенсивное исследование верхнебатских отложений Среднего Поволжья разными специалистами привело к созданию нескольких, во многом противоречивых, вариантов аммонитовых шкал и схем корреляции верхнего бата и пограничных интервалов нижнего келловоя 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). Объединяет эти модели наличие инфразональной шкалы, разработанной по одним и тем же последовательностям бореальных аммонитов - кадоцератин и кепплеритин. Для расчленения верхнего бата используется, в основном, восточно-гренландская сукцессия аммонитов, для базального нижнего келловоя - среднерусская.

В остальном указанные модели заметно отличаются, в первую очередь различной индексацией биогоризонтов, детальностью расчленения и положением бат-келловейской границы. Из всех биогоризонтов данного интервала только один (*elatmae*) присутствует во всех шести вариантах инфразональной шкалы (рис. 2.1.3), один - в пяти вариантах (*infimum*), а остальные повторяются 1-3 раза. В большинстве вариантов шкал прослеживается 7 примерно эквивалентных уровней, обозначенных различными названиями:

- 1 - *nageli - barnstoni*
- 2 - *infimum - keuppi - aff. peramplus - svalbardensis - vardekloeftensis*
- 3 - *apertum*
- 4 - *infimum* subsp. nov. - cf./aff. *ammon* - *sakharovi - bodylevskiy* [sensu Kiselev]
- 5 - *jacquoti - kepleri*
- 6 - *falsum - quenstedti - chvadukasyense*
- 7 - *elatmae*

Гуляев, Киселев, 1999а,б; Гуляев, 2001; 2005	Митта, 2000б, 2004а,б; 2005; 2006; Mitta, 2005	Киселев, Рогов, 2007а	Киселев, Рогов, 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. nordenskoeldi Размыв? C. apertum	Elatmae C. elatmae C. quenstedti C. frearsi C. breve C. bodylevskiyi	Elatmae C. elatmae C. quenstedti M. jacquoti C. frearsi C. breve C. bodylevskiyi	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. Керпли 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 Calyx C. calyx calyx   K. vardekloeftensis C. in?mum   K. svalbardensis Variable C. nageli   K. rosenkrantzi

**Рис. 2.1.3.** Сопоставление различных зональных и инфразональных схем расчленения верхнего бата и базального нижнего келловоя Европейской России. Красной сплошной линией обозначена граница бата и келловоя, принятая в данной работе, красной пунктирной линией - та же граница в соответствующей публикации. Эквивалентные биогоризонты расположены на одном уровне (за некоторыми исключениями)

Отличие трех моделей (Гуляева; Митта; Киселева и Рогова) обусловлено не только неодинаковым подходом к номенклатуре аммонитов, но и различной увязкой опорных разрезов бата и келловоя Среднего Поволжья. Наиболее конфликтующие модели Гуляева и Митта диаметрально рассматривают строение бат-келловейского пограничного интервала, который в работах Митта относится к биогорizontам *bodylevskiyi* и *nordenskoeldi* (Mitta, 2005). Оба биогоризонта их автор располагает в подошве подзоны Kerpleri, т.е. в базальном нижнем келловее. Их стратотипами являются разрезы на р. Суре: первого - Лекаревка (слой 5, по Митта, 2000б), а второго - Языково (Митта, 2004а; Mitta, 2005). Согласно Митта (2000б), этому интервалу эквивалентна зона Infimum разреза Просек, которая в работах Гуляева, Киселева и Рогова относится к верхнему бату и считается примерно эквивалентной зоне Calyx Восточной Гренландии. По мнению Гуляева, упомянутые слои в разрезах Лекаревка и Языково соответствуют зоне Infimum, т.е. заведомо древнее и на две зоны ниже, чем это постулируется Митта. Таким образом, с точки зрения Гуляева, биогоризонты *bodylevskiyi* и *nordenskoeldi* следует рассматривать как младшие синонимы биогоризонта *infimum*.

Модель Киселева и Рогова (2007а,б) является компромиссной, в которой прослеживается попытка увязать вышеуказанные версии биостратиграфического расчленения. Как и в работах Гуляева, в ней биогоризонт *infimum* относится к верхнему бату, но при этом сохраняется и биогоризонт *bodylevskiyi*. Последний в разрезе Просек занимает положение терминального горизонта верхнего бата (выше биогоризонта *infimum*), но, тем не менее, он же считается эквивалентным упомянутым слоям в разрезах Лекаревка и Языково. Тем самым, авторы полагали, что эти слои занимают интервал, располагающийся между зоной Infimum и подзоной Kerpleri. Такой подход, несмотря на свою компромиссность, отличается от моделей Гуляева и Митта в одинаковой степени.

Концептуальные различия инфразонального деления верхнего бата в упомянутых моделях (Митта и остальных авторов) объясняются еще и тем, что они были разработаны на разных опорных разрезах, которые неодинаково увязываются специалистами: Просек (модели Гуляева, Киселева, Рогова) и разрезы бассейна р. Алатырь (модель Митта). В обоих разрезах в основании верхнего бата были выделены различные зоны - *Infimum* (Просек) и *Keupri* (алатырские разрезы). По мнению Гуляева, Киселева и Рогова эти зоны являются верхнебатскими и полностью или почти эквивалентны друг другу и зоне *Calyx*. С точки зрения Митта только зона *Keupri* относится к верхнему бату, а зона *Infimum*, по вышеуказанным причинам, эквивалентна подзоне *Keupleri*.

В настоящее время уже не вызывает сомнений, что биогоризонт *infimum* и зона *Infimum* относятся к верхнему бату и эквивалентны зоне *Calyx* Восточной Гренландии. Это было подтверждено не только данными по кадоцератинам, но и сравнительным изучением *Keuplerites* верхнего бата и базального нижнего келловея немецкими специалистами (Mönnig, Dietl, 2017). Из этого следует, что зона *Keupri*, в целом, совпадает с зоной *Infimum*. Также в работе Мённига и Дитля показано, что кепплериты из разрезов Лекаревка и Языково являются верхнебатскими и в приводимой схеме корреляции (*ibid.*, fig. 32) характеризуют середину верхнего бата Германии (подзону *Hannoveranus*). С той же подзоной коррелирует и зона *Infimum* в разных работах (Гуляев, 2001; 2015; Киселев, Рогов, 2007а,б), а также эквивалентная ей зона *Calyx* Восточной Гренландии (Callomon, 1993).

Запутанность ситуации с обозначением биогоризонтов терминального верхнего бата осложняется тем, что рассматриваемые слои в разрезах Просек и Лекаревка-Языково Митта и Гуляев считают эквивалентными (в этом они едины), но относящимися к разным зонам и ярусам (в этом отличие их подходов). Наоборот, в работах Киселева, Рогова и Мённига и Дитля обсуждаемые слои в разрезе Просек относятся к другой зоне верхнего бата (*Calyx*), чем слои в разрезе Лекаревка-Языково (эквивалент зон *Bodylevskiyi* или *Apertum*), т.е. считаются разновозрастными. В частности, Мённиг и Дитль по кепплеритам параллелизуют биогоризонт *infimum* Просека с восточно-гренландской фауной 25 (*K. peramplus* - низы зоны *Calyx*), а слои с *K. traillensis* и *C. bodylevskiyi* разреза Лекаревка-Языково - с фауной 25 (*C. apertum*  $\beta$  - средняя часть зоны *Apertum*).

Эквивалентны ли рассматриваемые слои этих разрезов? Переизучение разреза Лекаревка (Киселев, Рогов, 2007б) показало, что единственный конкреционный горизонт с аммонитами, обнаруженный в бате, содержит комплекс аммонитов, типичный для зоны *Calyx*, как и в разрезе Просек. При этом в разрезе Лекаревка не обнаружено второго, более высокого горизонта конкреций с несомненными *K. traillensis*, *C. bodylevskiyi* и *C.*



*nordenskjoldi*, которые В.В. Митта, по его указанию (Митта, 2004б), нашел не в коренном залегании. Было высказано предположение, что слои с данной фауной в разрезе просто не найдены или они отсутствуют. Наиболее вероятно, что в бате разреза Лекаревка существует всего один конкреционный горизонт, из которого происходит, описанная в разных работах, одна и та же фауна аммонитов биогоризонта *infimum* (что соответствует представлению об эквивалентности слоев в разрезах Просек и Лекаревка). Соответственно, кадоцератин, относимых Митта к *C. bodylevskiyi* и *C. nordenskjoldi*, более правильно рассматривать как тахиморфные и брадиморфные вариации вида *C. infimum*, как это постулируется Гуляевым (2015).

Таким образом, возраст аммонитов из разреза Лекаревка-Языково, ранее обозначенных в литературе как *C. bodylevskiyi* и *C. nordenskjoldi*, является позднебатским. В этой связи положение биогоризонтов *bodylevskiyi* и *nordenskjoldi* в шкале Митта (Mitta, 2005) выше биогоризонта *apertum* и интервала размыва (рис. 2.1.3), представляется ошибочным. С учетом этого вывода приходится признать, что биогоризонт *bodylevskiyi* и одноименная зона, установленные в стратотипическом и опорном разрезе Просек в кровле бата, не эквивалентны биогоризонту *bodylevskiyi* разреза Лекаревка-Языково (= биогоризонт *infimum* в данной работе). Это совершенно разные биостратоны, которые ранее считались эквивалентными (Киселев, Рогов, 2007а). Поэтому биогоризонт *bodylevskiyi* разреза Просек правильнее сопоставлять только с биогоризонтом *bodylevskiyi* острова Эксель Хэйберг Канадского Арктического архипелага (формация Сэвик, нижние кадоцерасовые слои) (Frebold, 1964).

По мнению Гуляева верхние слои верхнего бата разреза Просек не содержат *C. bodylevskiyi*, а кадоцератины, найденные в них, относятся к другому виду. В последней версии инфразональной шкалы верхнего бата (Гуляев, 2015) они определены как *Cadoceras sakharovi* Mitta, 2011, на основании чего в терминальных слоях верхнего бата Гуляев выделяет биогоризонт *sakharovi*. К сожалению, плохая сохранность аммонитов из этого биогоризонта дает основание по-разному трактовать их систематическую принадлежность, поэтому выбор его названия является достаточно условным.

Неустойчивость и противоречивость инфразонального деления и корреляции терминального верхнего бата сохраняется в самых последних работах, посвященных этой проблеме. В последней статье Гуляева (2015) на эту тему верхний бат выше биогоризонта *infimum* подразделяется на два биогоризонта - *sakharovi* (нижний, с видом-индексом и *Kepplerites keppleri* (Oppel) sensu Mitta [Митта, 2000, табл. 60, фиг. 1-3]) и *apertum* [sensu Mitta] (верхний, с видом-индексом и *K.(K.) radiatus* Lominadze et Sakharov sensu Mönnig, in epist.). Их взаимное положение в единой последовательности не прослежено ни в одном

разрезе Среднего Поволжья, в то время как по отдельности они устанавливаются автором по четыре раза в разных разрезах (Гуляев, 2015, схема корреляции рис. 2), т.е. ни в одном разрезе оба биогоризонта не встречены вместе. Их увязка производится косвенным путем, вероятно, по восточно-гренландской последовательности: в схеме корреляции биогоризонт *sakharovi* сопоставляется с нижней частью гренландского горизонта *S. apertum* α (где Гуляев указывает присутствие *P. cf. sakharovi*), а биогоризонт *apertum* Поволжья - с верхами того же горизонта и нижней частью гренландского горизонта *S. apertum* β.

В статье Мённига и Дитля (Mönnig, Dietl, 2017) приводится другая корреляция разрезов Среднего Поволжья по роду *Keplerites*. В соответствии с ней, слои с *Keplerites kepleri* sensu Mitta (разрез Хвадукассы на Суве) (= *K.(K.) radiatus* sensu Mönnig, Dietl) эквивалентны кровле зоны Apertum Гренландии - горизонту 28. Поэтому эти слои должны располагаться выше биогоризонта *apertum*, который отвечает нижерасположенным гренландским горизонтам 24-26. Биогоризонт *apertum* Поволжья, выделенный первоначально в разрезе Алатырь III (Mitta, 2005), охарактеризован средней морфой *S. apertum* β (как указывает Митта), которая является индексом горизонта 25 в Гренландии. Такой вариант корреляции приводит к инверсии терминальных биогоризонтов верхнего бата шкалы Гуляева, вследствие чего биогоризонт *sakharovi* должен занимать более высокое положение в шкале (а не наоборот), чем биогоризонт *apertum*. Поскольку "кепллеритовая" модель инфразонального деления верхнего бата во многом опирается на хорошо изученную сукцессию видов рода *Keplerites* в Германии, идеи немецких коллег трудно не принять во внимание, в особенности если учесть, что инфразональное деление терминального верхнего бата в Поволжье строится исключительно на косвенных данных.

В настоящий момент можно констатировать, что в кровле верхнего бата Среднего Поволжья могут быть выделены два биогоризонта, эквивалентные нижней и средней части зоны Apertum. Индексом одного из них является *S. apertum*, соответствующий морфе β. Выбор индекса другого биогоризонта затруднен недостаточной изученностью определяющих его кадоцератин, поэтому он с равной вероятностью может называться *sakharovi* [sensu Gulyaev] или *bodylevskyi* [sensu Kiselev, Rogov].

### **Проблема бат-келловейской границы**

Граница бата и келловей в отложениях бореального типа привлекает внимание в связи с выбором разреза точки глобального стратотипа (GSSP) границы келловейского яруса. Типовой разрез, согласно рекомендациям Руководства Международной Стратиграфической Комиссии (Renne et al., 1996) должны отвечать следующим

требованиям: 1) адекватная мощность разреза и темпы седиментации; 2) формирование отложений в условиях непрерывной седиментации; 3) отсутствие синседиментационных и тектонических нарушений; 4) отсутствие метаморфизма и существенных диагенетических изменений отложений; 5) обилие и разнообразие окаменелостей по всему интервалу разреза; 6) отсутствие фациальных изменений вблизи границы; 7) морской генезис; 8) пригодность разреза для проведения магнито- и хеостратиграфических исследований и радиоизотопного датирования; 9) доступность.

Также, по Дж. Калломону и Г. Дитлю (Callomon, Dietl, 2000), глобальный стратотип границы должен а) содержать последовательность стандартных биостратонов (на уровне хроноподзон) выше и ниже границы, обладающих высоким, глобальным или субглобальным, корреляционным потенциалом и б) соответствовать историческому приоритету и существующему соглашению.

В настоящее время единственным кандидатом на роль стратотипа базальной границы келловейского яруса является разрез Альбштадт-Пфедфинген (Германия), предложенный Дж. Калломоном и Г. Дитлем (Callomon, Dietl, 1990; 2000). Как кандидат на GSSP этот разрез обладает историческим приоритетом. Разрез расположен в Швабском Альбе – типовой местности подзоны *Keplerites kepleri*, введенной в стандартную шкалу в качестве базальной подзоны келловей (Callomon, Dietl, Page, 1988; Callomon, Dietl, 1990). Высокий корреляционный потенциал определяется широким географическим распространением вида-индекса подзоны *Kepleri*, присутствием в аммонитовом комплексе фаунистического горизонта *kepleri* представителей разных биохорем: видов четырех тетических и субтетических семейств и двух бореальных (Callomon, Dietl, 1990 и др.). Полнота биостратиграфической последовательности в районе границы, определяется шестью фаунистическими горизонтами (по Mönnig, Dietl, 2017), из которых два нижних *hochstetteri* и *radiatus* принадлежат бату, остальные (*kepleri I*, *kepleri II*, *quenstedtiforme*, *suevicum*) – подзоне *Kepleri*. Слои, включающие последовательность, не содержат внутренних биостратиграфически определимых перерывов, но окаймлены перерывами снизу (основание фаунистического горизонта *hochstetteri*) и сверху (кровля фаунистического горизонта *suevicum*) (Dietl, 1994; Callomon, Dietl, 1990; 2000).

Несмотря на вышеперечисленные достоинства, некоторые особенности разреза Альбштадт-Пфедфинген рассматриваются рядом исследователей (Р. Джордан (Callomon, Dietl, 2000), Митта (2004б) и др.) как серьезные недостатки, не позволяющие претендовать на статус GSSP. К ним относятся, в первую очередь, литологически опознаваемые признаки конденсации по всему разрезу, что позволяет допускать существование пропусков в биостратиграфической последовательности. Однако, как показывали Дж.

Калломон и Г. Дитль, сам пограничный интервал в разрезе, скорее всего, не может содержать биостратиграфически опознаваемого несогласия, поскольку “где, в каком-нибудь другом месте, были найдены дополнительные различимые фаунистические горизонты, обладающие промежуточным возрастом между таковым горизонтов *hochstetteri* и *kepleri*? Ответ таков, что после 140 лет интенсивных исследований - нигде. И близкое подобие фаун этих горизонтов предполагает, что в будущем возможность такой находки является небольшой” (Callomon, Dietl, 2000, с. 49). Как впоследствии выяснилось, такая находка оказалось возможной, благодаря чему немецкими специалистами был выделен новый кепплеритовый горизонт *K. radiatus* в кровле бата в четырех разрезах Германии (Mönnig, Dietl, 2017). Тем не менее, даже с учетом этого разрез Пффеффинген до сих пор является единственным разрезом Германии, содержащим полную последовательность биогоризонтов в районе бат-келловейской границы (ibid., fig. 5).

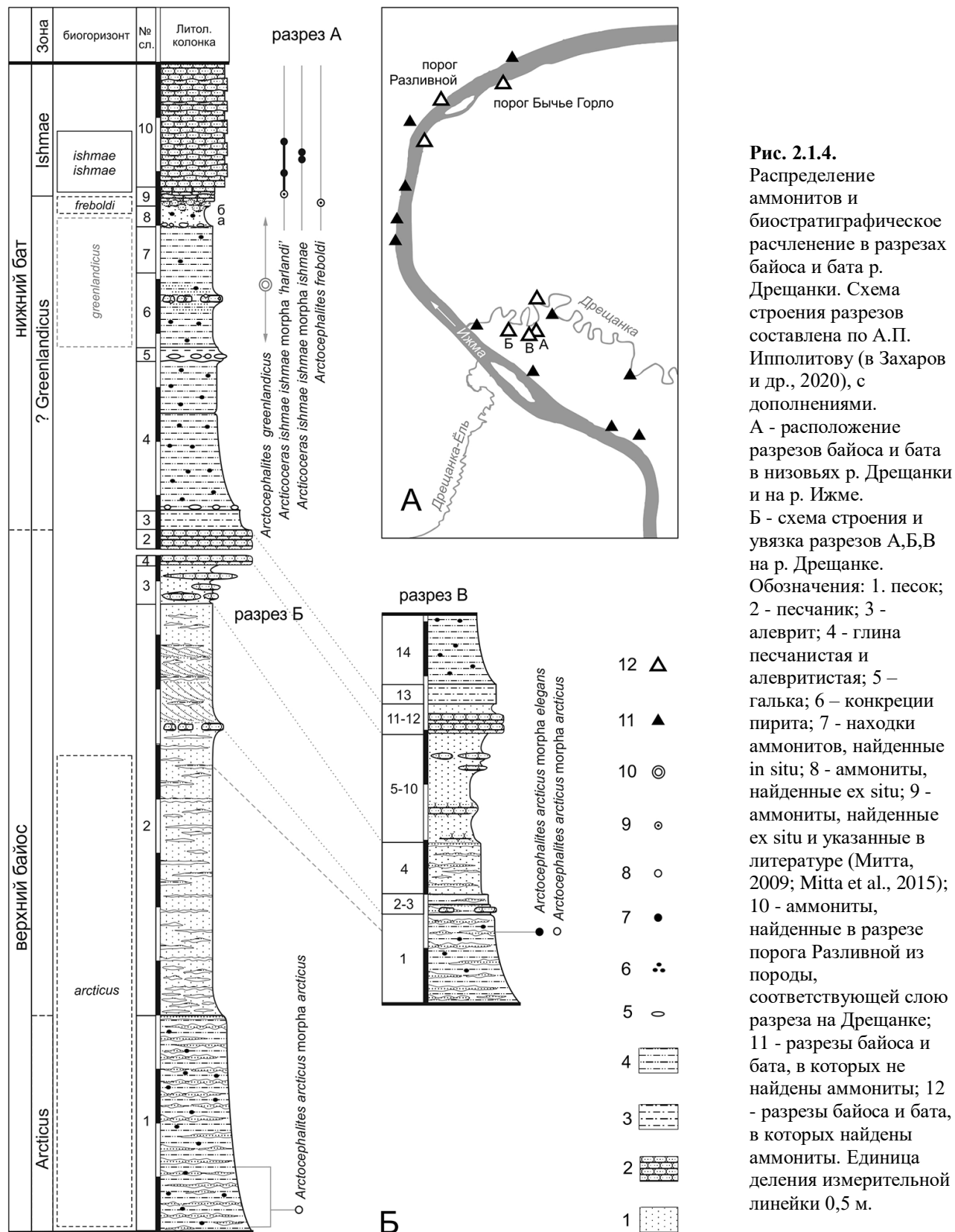
Существующие сомнения относительно пригодности разреза Альбштадт-Пффеффинген в качестве GSSP дало основание членам международной рабочей группы по келловею для предложения альтернативных разрезов стратотипа границы бата-келловея. На 7-ом международном конгрессе по юрской системе (Краков, 2006 г.) группа специалистов обратила внимание на достоинства разреза в районе с. Просек и Исады (Нижегородская обл.) - палеонтологическую насыщенность и разнообразие окаменелостей, относительную непрерывность и др., что позволяет рассматривать данный разрез в качестве кандидата глобального стратотипа границы бата и келловея (Киселев, Рогов, 2007а; Rogov, Zakharov, 2014). Близким качеством характеризуется опорный разрез части средней юры Чуркинская Щелья на р. Пижма (Гуляев, 2007).

## 2.1.2. Описание разрезов

### Бассейн р. Ижмы

Типовые местонахождения байоса-бата Печорского Севера расположены в среднем течении р. Ижмы, на отрезке длиной 7 км в районе устья р. Дрещанки и на самой Дрещанке (рис. 2.1.4(A)), в нижнем и среднем течении (до 10 км вверх от устья). Выходящие здесь слои, содержащие аммонитов рода *Arcticoceras*, а также часть подстилающих и перекрывающих слоев, неоднократно описывались как разрезы нижнего келловея (Бодылевский и др., 1949; Бодылевский, 1963; Меледина, 1987 и др.) и только сравнительно недавно стали относиться к нижнему бату и верхнему байосу (Репин и др., 2006; Митта, 2007; 2009а; Митта и др., 2013; Mitta et al., 2015). Детальная литостратиграфическая реконструкция всей байос-батской толщи, составленная с помощью увязки многочисленных разрезов, была впервые проведена В.В. Митта с соавторами (Mitta et al., 2015) и позднее существенно уточнена А.И. Ипполитовым (Захаров и др., 2020). Последовательность моллюсков, в первую очередь аммонитов, белемнитов и двустворчатых, была также детализирована, благодаря чему уточнен возраст различных горизонтов и положение байос-батской границы.

В аммонитовой биостратиграфии этого района ключевое значение имеют разрезы р. Дрещанки (правый приток Ижмы). Здесь В.В. Митта (2006; 2009а) впервые найден вид *Arctocephalites arcticus* в осыпи слоев, расположенных ниже хорошо известных песчаников с *Arcticoceras*. Благодаря этому в данном регионе удалось наметить верхнебайосскую зону *Arcticus*, которая до этого распознавалась только в сугубо арктических регионах. В более высоких слоях, уже с высокой вероятностью принадлежащих к нижнему бату, Митта установил провизорно (по аммонитам, найденным *ex situ*) фаунистический горизонт *Arctocephalites freboldi* и, в соответствии со стандартной шкалой Восточной Гренландии, зону *Greenlandicus*. В вышележащих "арктикоцерасовых песчаниках" зоны *Ishmae* (маркирующий горизонт нижнего бата в бассейне Ижмы) выявлена неотчетливая смена видов *Arcticoceras*, благодаря которой автор (Митта, 2009а) установил фаунистические горизонты *harlandi* и *ishmae*, также выделенные первоначально в стандартной шкале Восточной Гренландии (Callomon, 1993), но впоследствии (Mitta et al., 2015) такое деление не использовал. Таким образом, выяснилось, что на уровне зон и частично биогоризонтов биостратиграфическое деление верхнего байоса-нижнего бата, в основном, соответствует последовательности аммонитов в Восточной Гренландии.



**Рис. 2.1.4.** Распределение аммонитов и биостратиграфическое расчленение в разрезе байоса и бата р. Дрещанки. Схема строения разрезов составлена по А.П. Ипполитову (в Захаров и др., 2020), с дополнениями. А - расположение разрезов байоса и бата в низовьях р. Дрещанки и на р. Ижме. Б - схема строения и увязка разрезов А, Б, В на р. Дрещанке. Обозначения: 1 - песок; 2 - песчаник; 3 - алеврит; 4 - глина песчанистая и алевритистая; 5 - галька; 6 - конкреции пирита; 7 - находки аммонитов, найденные in situ; 8 - аммониты, найденные ex situ; 9 - аммониты, найденные ex situ и указанные в литературе (Митта, 2009; Mitta et al., 2015); 10 - аммониты, найденные в разрезе порога Разливной из породы, соответствующей слою разреза на Дрещанке; 11 - разрезы байоса и бата, в которых не найдены аммониты; 12 - разрезы байоса и бата, в которых найдены аммониты. Единица деления измерительной линейки 0,5 м.

Несмотря на полученные за последнее десятилетие новые данные, спорные вопросы биостратиграфии этого района сохранились и даже умножились. В уточнении

нуждается как зональная, так и инфразональная шкала, что обусловлено весьма условной разбивкой разрезов на биостратоны, которая значительно уступает точности литостратиграфических описаний. Эти проблемы связаны, в первую очередь, с редкой встречаемостью арктоцефалитин в слоях, из-за чего ключевые аммониты (например, зон *Arcticus* и *Greenlandicus*) чаще находятся в осыпи, чем в слое. Также эти аммониты, сами по себе, слабо изучены, что является причиной трудности таксономического разграничения близких видов. Во многом по этой причине до сих пор дискуссионным остается вопрос, существует ли последовательность видов и хроновариаций *Arcticoceras* в нижнем бате бассейна р. Печоры.

По наблюдениям 2018 и 2019 г. на р. Дрещанке и примыкающему к ее устьевой части сегменту р. Ижмы А.П. Ипполитовым (Захаров и др., 2020; Киселев, Ипполитов, 2020; Ипполитов и др., 2020, в печати) выделено и увязано 52 разреза средней юры, характеризующие по отдельности различные интервалы байоса-бата. Суммарная мощность слоев сводного разреза, бесспорно относящихся к байос-бату, составляет около 24 м, из них слои, охарактеризованные аммонитами, составляют не более 5 м. Ниже дается описание лишь трех разрезов на р. Дрещанке, имеющих наиболее важное значение для аммонитовой биостратиграфии данного района (**рис. 2.1.4**).

**Разрез А** (обн. D-5, по [Mitta et al., 2015]; обн. 12, по А.П. Ипполитову [Захаров и др., 2020]). Основной разрез нижнего бата и зоны *Ishmae*, несколько раз описанный в публикациях, располагается на левом берегу р. Дрещанки, примерно в 2 км от устья (третья левая излучина меандра). Описание и нумерация слоев дается по М.А.Ипполитову, с добавлениями.

#### **Нижний бат, зона ?*Greenlandicus***

**Слой 2.** Песчаник мелкозернистый, крепкий, неслоистый, серый внутри и буроватый снаружи. Слой находится обычно ниже уреза воды. Видимая мощность 0,1 м.

**Слой 3.** Алевроит глинистый, неслоистый, серый. Мощность 0,2 м.

**Слой 4.** Глина песчанистая, горизонтально-слоистая, темно-серая, с ореховидными конкрециями пирита, переслаивающаяся с песком глинистым. Доля песчаной фракции увеличивается к кровле, поэтому верхняя часть слоя более песчанистая. В подошве залегает прослой глины с рассеянной зрелой галькой. В нижней части слоя часто встречаются двустворки нукулоидного типа, в верхней половине - белемниты *Pachyteuthis* и *Paramegateuthis*. Мощность 1,7 м.

**Слой 5.** Глина горизонтально-слоистая, темно-серая, с рассеянной зрелой галькой, среди которой иногда встречаются небольшие валунчики. В разрезе образует маркирующий горизонт. Мощность 0,2 м.

**Слой 6.** Глина песчанистая, неяснослоистая, буровато-серая, с ореховидными конкрециями пирита. Мощность 0,7 м.

**Слой 7.** Глина песчанистая, неяснослоистая, темно-серая, биотурбированная, с редкими конкрециями пирита. В подошве проходит горизонт уплощенных, иногда лепешковидных, конкреций песчаника с крупным гравием, темно-серого на изломе. В разрезе образует маркирующий горизонт. Мощность 0,4-0,5 м.

**Слой 8.** Песок мелкозернистый, глинистый, неслоистый, темно-серый, с редкими конкрециями пирита и мелкой галькой и крупным гравием в подошве. В кровле порода локально цементируется и переходит в рыхлый песчаник, иногда в гнезда или ореховидные стяжения крепкого песчаника, темно-серого на изломе (горизонт 8б). Мощность 0,25 м.

#### **зона *Ishmae***

**Слой 9.** Песчаник мелкозернистый, плитчато-расслоенный, темно-серый на изломе, крепкий. В слое часто встречаются ядра двустворок и белемниты. Мощность 0,15 м.

**Слой 10.** Песчаник мелкозернистый, плитчато-расслоенный, крепкий, светло-серый на изломе, бурый на поверхности. В нижней части слоя (0,5 м выше подошвы) часто встречаются ядра двустворок, белемниты и, реже, аммониты. Последние представлены *Arcticoceras ishmae ishmae* (Keys.) и *Pseudocadoceras (Costacadoceras) bluethgeni* (Rawson). В верхней половине слоя фауна не обнаружена. Мощность до 1,5 м.

**Разрез Б** (обн. D-3, по [Mitta et al., 2015]; обн. 14, по А.П. Ипполитову [Захаров и др., 2020]). Один из двух разрезов кровли верхнего байоса и зоны Arcticus, охарактеризованный аммонитами, располагается на левом берегу р. Дрещанки, примерно в 1 км от устья (вторая левая излучина меандра). Выше уреза воды залегают следующие слои (по описанию 2018 г.).

#### **Верхний байос, зона Arcticus**

**Слой 1.** Глина песчанистая, вязкая, серая, с чешуйками гидромусковита, переслаивающаяся с песком мелкозернистым, сильно глинистым, серым. Глинистые слои заметно преобладают по объему, поэтому цвет слоя приближается к серому. Текстура пятнистая, образованная пятнами светлого песка на сером фоне. В нижней части слоя (0-0,5 м) доля глинистых слоев увеличивается. В этом же горизонте часто встречаются рассеянные конкреции пирита с остатками древесины. Фауна пиритизирована, очень редкая и представлена *Arctocephalites arcticus morpha arcticus* (Newton) (найден *ex situ* вблизи подошвы, табл. 41, фиг. 2) и *Retroceramus* sp. Мощность 2-2,5 м.



**Слой 2.** Песок мелкозернистый, сильно глинистый, серый, переслаивающийся с глиной песчанистой, вязкой, серой, с чешуйками гидромусковита. Песчанистые слои заметно преобладают по объему, поэтому цвет слоя приближается к светло-охристому. Текстура пятнистая, образованная пятнами серой глины на фоне светлого песка. Мощность песчанистых прослоев увеличивается вверх по разрезу. В средней части слоя проходит горизонт конкреций песчаника мелкозернистого, черного, листоватого, переполненного остатками древесины. Выше конкреций песчаные прослои становятся косослоистыми. Мощность 3,7 м.

**Слой 3.** Песок мелкозернистый с сильно уплощенными разноразмерными (до 0,1x0,5 м) конкрециями песчаника мелкозернистого, тонкослоистого, листоватого. В слое наблюдается 2-3 горизонта таких конкреций. Мощность 0,2-0,5 м.

**Слой 4.** Песчаник мелкозернистый, крепкий, неслоистый, серый внутри и буроватый снаружи. Видимая мощность 0,15 м.

**Разрез В** (обн. 25, по А.П. Ипполитову [Захаров и др., 2020]) представляет собой расчистку в левом берегу р. Дрещанки между разрезами А и Б. Разрез вскрывает горизонты, коррелирующиеся с подошвой разреза А и основной последовательности разреза Б. В глинистых алевролитах слоя 1 в 0,1–0,3 м ниже кровли *in situ* был найден А.П. Ипполитовым и Н.Г. Зверьковым аммонит *Arctocephalites arcticus* morpha *elegans* Spath (табл. 41, фиг. 3) – зональный индекс верхнего байоса, а также, примерно на этом же уровне, обнаружены ретроцерамы. В соседнем обнажении 26 в осыпи эквивалентного слоя А.П. Ипполитовым найден экземпляр *A. arcticus* morpha *arcticus*.

В разрезах данного сегмента Дрещанки вскрывается полная последовательность слоев, представляющих две регрессивные серии, каждая из которых начинается глинистыми осадками и заканчивается песчанистыми. Нижняя регрессивная серия, обнажающаяся в разрезах Б и В, ранее была выделена Митта с соавторами (Mitta et al., 2015) в пачку I. Верхняя регрессивная серия целиком обнажена в разрезе А и состоит из двух пачек - глинистой, с конкрециями пирита, и песчаников с аммонитами ("арктикоцерасовый песчаник"). Обе пачки соответствуют пачкам II и III упомянутой работы (*ibid.*). Нижняя регрессивная серия, по аммонитам, относится к верхнему байосу (зона *Arcticus*), а верхняя - к нижнему бату (зоны *Greenlandicus* и *Ishmae*). В целом, эти выводы соответствуют результатам, изложенным в работах В.В. Митта, а новые наблюдения позволяют лишь уточнить эту картину.

В изученной последовательности уверенно устанавливаются две аммонитовые зоны – Arcticus и Ishmae, и с высокой вероятностью зона Greenlandicus. Зона Arcticus была впервые установлена В.В. Митта по экземпляру вида-индекса *Arctocephalites arcticus*, найденному в осыпи в ~8 м ниже «арктикоцерасового песчаника» в обнажении D-3 (~обн. 14, по [Захаров и др., 2020]) и представленному пиритизованным фрагментом. В этом же разрезе и примыкающем к нему по латерали обнажении 26 нами было сделано еще две находки *A. arcticus* аналогичной сохранности. В другом близкорасположенном обнажении 25 (см. [Захаров и др., 2020]), еще в 2.5 м выше по разрезу *in situ* был найден экземпляр, представленный мергельным ядром жилой камеры и раздавленным фрагментом. Все найденные экземпляры характеризуют нижнюю часть зоны Arcticus – а именно, биогоризонт *arcticus* стандартной шкалы Восточной Гренландии (Callomon, 1993) и других регионов Арктики (ЗФИ, Северной Сибири). Собранные экземпляры относятся к различным морфам: из более низкого уровня происходит типичная разновидность *A. arcticus* *morpha arcticus* (Newton), к которой относится и экземпляр из работы Митта (2009а, табл. 1, фиг. 1а–г); а из более высокого – *A. arcticus* *morpha elegans* Spath. Оба экземпляра морфологически отвечают типам *A. arcticus* (Newton, Teall, 1897, pl. XL, fig. 1) и *A. elegans* (Spath, 1932, pl. X, fig. 4), могут рассматриваться как варианты внутривидовой изменчивости, как это предполагал еще Калломон (Callomon, 1993, p. 99). Это подтверждается находками обеих морф в эквивалентных слоях из более высокого уровня (в обн. 25 и 26). На основании распределения в разрезах 4 найденных экземпляров *A. arcticus* можно констатировать присутствие биогоризонта *arcticus* в интервале ~5–8 м ниже «арктикоцерасового песчаника».

Точное положение кровли зоны Arcticus (и, соответствующей ей границы байоса и бата) неизвестно. В работах В.В. Митта она условно соотнесена с заметным перемывом внутри терригенной толщи – то есть проведена литостратиграфически. Интервал мощностью 5.5 м между последней находкой *A. arcticus* и арктикоцерасовым песчаником не охарактеризован находками аммонитов, однако, следует ожидать, что с какой-то его частью соотносится базальный стратон нижнего бата – зона Greenlandicus. На настоящем этапе развития корреляционных схем зона Arcticus относится к байосу во многих работах (Митта, 2007; 2009а и др.; Fernandez-Lopes et al., 2008; Меледина, 2013; 2014), тем не менее, это решение не является общепринятым (Репин, 2005; Шурыгин и др., 2011; Никитенко и др., 2013; Гуляев, 2019). Некоторые авторы проводят границу байоса-бата внутри зоны Arcticus (Захаров, Рогов, 2008; Zakharov, Rogov, 2014).

В данной работе принимается, что подошва батского яруса совпадает основанием зоны Greenlandicus. В разрезах Дрещанки этой зоне соответствуют слои 3–8 глинистой

толщи в разрезе А. Подошве зоны достоверно установить не удалось, но предположительно она может соответствовать основанию глинистой толщи разреза А. Кровля зоны устанавливается по палеонтологическим маркерам. Впервые почти такой же вариант биостратиграфического расчленения был предложен Митта, который отнес к зоне *Greenlandicus* со знаком вопроса пачку II. Основанием для этого послужили *ex situ* находки *Arctocephalites*, которые, по всей вероятности, происходят из кровли этой пачки или подошвы пачки III. К ним относятся *A. freboldi* Spath (Митта, 2009а, табл., II, фиг. 2) и *Arctocephalites* sp. (Mitta et al., 2015, pl. 5, fig. 4). Первый вид характеризует биогоризонт *freboldi*, располагающийся в кровле зоны *Greenlandicus* гренландской шкалы.

Нами в разрезах Дрещанки не обнаружено аммонитов, характеризующих эти биогоризонты. Тем не менее, несколько взрослых экземпляров (табл. 41, фиг. 1) одного из них - *Arctocephalites greenlandicus* Spath, присутствует в коллекции арктоцефалитин, собранных в 1914 г. А.Н. Замятиным (хранятся в ЦНИГР музее) в ныне не существующем разрезе «порог Разливной» на р. Ижма (Киселев, Ипполитов, 2020). Из этого разреза, вероятно, происходит и лектотип *Arcticoceras ishmae* (Keys.), а также основная часть находок XIX - первой половины XX века (Ипполитов, 2020). Эти экземпляры вполне соответствуют типу *A. greenlandicus* (голотип: Spath, 1932, pl. IX, fig. 1, pl. X, fig. 1), а по сохранности и составу отвечают только слоям 6-8 разреза А: они состоят из темно-серого слабо сцементированного песчаника, пиритизированного и рассыпающегося в местах наиболее активной пиритизации (табл. 41, фиг. 1б). Такая сохранность совершенно не соответствует песчаникам зоны *Ishmae*, поэтому данный экземпляр происходит из заведомо более низких слоев, соответствующих слоям 6-8 разреза А. В этом же разрезе Замятиным собраны также арктикоцерасы, по сохранности и морфологии такие же, как и в арктикоцерасовых песчаниках разрезов Дрещанки. Несомненно, оба разреза, разделенные расстоянием всего 2,7 км, не могли принципиально отличаться друг от друга ниже арктикоцерасовых песчаников (одинаково развитых в обоих разрезах), поэтому их сопоставление уместно. Находка вида-индекса зоны *Greenlandicus* подтверждает ее присутствие в бассейне р. Ижмы, а также позволяет устанавливать (пока только провизорно) биогоризонт *greenlandicus*.

По сравнению с другими байос-батскими зонами, зона *Ishmae* наиболее уверенно и обоснованно устанавливается в бассейне Ижмы в маркирующих слоях "арктикоцерасового песчаника". Эти слои залегают под наклоном на излучине Ижмы и выходят неширокой полосой с северо-запада от порогов Бычье Горло, Грива и Разливной в русле Ижмы, на юго-восток, через русло Дрещанки (нижнее-среднее течение) до правого берега Ижмы на другой стороне излучины. В настоящее время они лучше всего

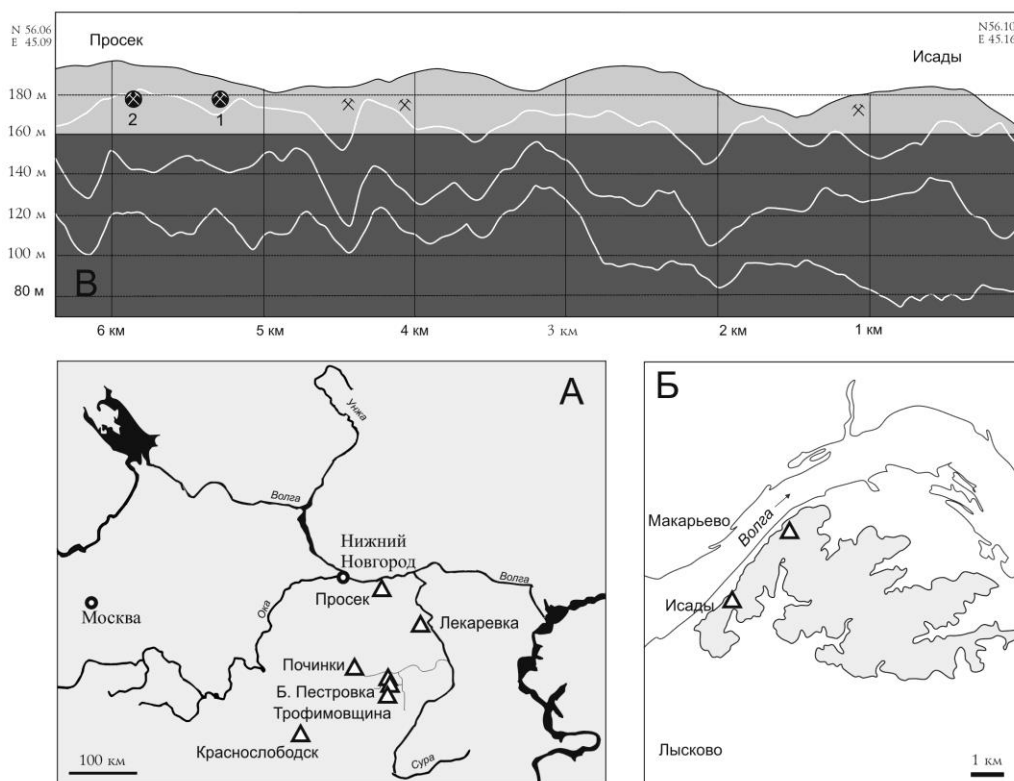
охарактеризованы палеонтологически в разрезе А в низовьях Дрещанки. В работах В.В. Митта в слое песчаника этого и соседнего разрезов (D-5, D-6) выявлена не совсем ясная смена видов *Arcticoceras harlandi* и *A. ishmae*. При этом сам автор в более поздней работе (Mitta et al., 2015) отмечает, что проводить на этой основе инфразональное деление зоны *Ishmae* преждевременно. Наши наблюдения, на основе выборки экземпляров, собранных *in situ*, показали, что все находки *Arcticoceras* из разреза А происходят из нижней части слоя 10, при этом экземпляры соответствующие виду *Arcticoceras harlandi* встречаются совместно с *A. ishmae*. Это соответствует развиваемой здесь концепции, что означенные виды являются только морфами внутривидовой изменчивости одного вида *A. ishmae*. В зоне *Ishmae* устанавливается единственный биогоризонт *ishmae ishmae*, который полностью соответствует биогоризонту *ishmae* β и приблизительно биогоризонту *ishmae* α гренландской шкалы (Callomon, 1993).

## Среднее Поволжье

### Просек

Разрез средне-верхнеюрских отложений, известный в литературе как Просек-Исады (Лысковский район, Нижегородская область), расположен на отрезке правого берега Волги юго-западнее с. Просек до с. Исады (рис. 2.1.5). История изучения среднеюрской части разреза охватывает 120-летний отрезок времени после их обнаружения А. Р. Ферхминым в 1886 г. На первом этапе исследования проводилось описание преимущественно келловейской части разреза (Сибирцев, 1886; Герасимов, Казаков, 1939; Кулинич, Фридман, 1990; Гуляев, 1997). Нижняя, песчанистая часть средней юры, относилась к бату условно, из-за отсутствия в ней находок макрофоссилий.

После обнаружения в песчанистой пачке слоев богатого комплекса окаменелостей бореальной морской макрофауны была установлена ее принадлежность к верхнему бату (Гуляев, Киселев, 1999а,б). Позднебатский возраст этих слоев обосновывался находками аммонитов, близких или идентичных видам из зоны *Cadoceras calyx* верхнего бата Восточной Гренландии. В комплексе аммонитов отмечалось преобладание *Keplerites svalbardensis* Sokolov et Bodylevski. Редкие экземпляры кадоцератин были отнесены к новым видам *Cadoceras infimum* Gulyaev et Kiselev и *Costacadoceras pisciculus* Gulyaev. Своеобразие комплекса аммонитов не позволило напрямую установить в разрезе биостратиграфические подразделения восточно-гренландской шкалы, поэтому слой 1 был обозначен как новая зона *Infimum* и одноименный биогоризонт.



**Рис. 2.1.5.** Схема расположения разрезов в Среднем Поволжье. Фигуры А, Б, В расположены в последовательности уменьшения картографического масштаба. А – расположение разрезов в Среднем Поволжье. Б - расположение разреза Просек и эрозионного останца юрских отложений на территории Лысковского района. Схема наложена на топографическую модель территории, построенную по данным SRTM в программе Global Mapper. Границы останца выделены по абсолютной отметке 160 м. В – расположение разрезов в продольном профиле берега Волги. В схеме совмещено 4 профиля, сделанных на расстоянии 50 м от уреза воды до водораздельной поверхности останца по данным SRTM. Нижние профили фиксируют расположение оврагов. Ниже и выше абсолютной отметки 160 м (приблизительный уровень подошвы юры) профиль закрашен разным тоном, для обозначения юрских и доюрских отложений (из [Киселев, Рогов, 2007б]).

Аммониты были найдены как в конкрециях (хорошей сохранности), так и в матриксе слоя (деформированы). Основной комплекс аммонитов происходит из крупных конкреций песчаника, которые первоначально не были найдены *in situ*. Поэтому положение конкреций в слое устанавливалось приблизительно, в 0,5-2,5 ниже кровли. Допускалось, что конкреции образуют несколько горизонтов. После обнаружения рассматриваемых конкреций *in situ* стало ясно, что они встречаются существенно ниже, в интервале 2,5-3,5 м и образуют единственный горизонт (Гуляев, 2001).

В верхней части песчанистой толщи в матриксе слоя Д.Б. Гуляевым встречены кадоцератины, близкие к *S. infimum* из конкреций, но отличающиеся морфологически (Гуляев, 2001). Из-за плохой сохранности образцов данная форма была описана в открытой номенклатуре *S. cf./aff. infimum* и позднее обозначена как *S. infimum* subsp. nov. (Гуляев, 2005). Ее морфологическое своеобразие и обособленность в разрезе от *S. infimum*

*infimum* послужило основанием для выделения Д.Б. Гуляевым в зоне *Infimum* двух биогоризонтов (таб. 2.1.1).

Таблица 2.1.1. Стратиграфическое расчленение разреза Просек-Исады по данным различных авторов (из [Киселев, Рогов, 2007а]).

Пачки	Гуляев, Киселев, 1999а		Гуляев, 2001		Гуляев, 2005		Митта, 2000б		Киселев, Рогов, 2007а,б			
	Нижний келловей	surense	Нижний келловей	subpatruus	subpatruus	Subpatruus	Индексация	Предп.				
Слой 2 - Глинистая пачка	Нижний келловей	Elatmae	elatmae	Elatmae	subpatruus	subpatruus	Elatmae	elatmae	?kepleri-falsum	jacquoti	breve	
					surensis	surensis						surensis
					elatmae	elatmae elatmae						elatmae
					jacquoti	elatmae anabarensis						primaeuvum
Слой 1 - Песчанистая пачка	Верхний бат	Infimum	infimum	Infimum	cf./aff. infimum	infimum subsp. nov.	Infimum	bodylevskyi	kepleri	bodylevskyi	bodylevskyi	
					infimum	infimum infimum						infimum

В.В. Митта (2000б) песчанистая толща (слоя 1) отнесена к келловею, а не бату. Ему не удалось обнаружить в этом интервале конкреций с рассматриваемой фауной. Он переопределил аммонитов из работ Д.Б.Гуляева и Д.Н.Киселева: *Keplerites svalbardensis* Sokolov et Bodylevski им отнесен к *K. aff. kepleri* (Oppel), а разные экземпляры *Cadoceras infimum* Gulyaev et Kiselev рассматриваются как отдельные виды. Голотип и все экземпляры из конкреций переопределены как *Cadoceras frearsi* (Orbigny). Образец, найденный *in situ* в матриксе слоя 1 (Гуляев, Киселев, 1999а, табл. 2, фиг. 6) определен как *C. bodylevskyi* Frebold. Существовавшая неясность относительно количества конкреционных горизонтов, привела В.В Митта к предположению, что конкреции образуют два горизонта с различным набором аммонитов: нижним с *C. bodylevskyi* (по В.В. Митта - индекс одноименного фаунистического горизонта) и верхним с *Cadoceras frearsi* (по В.В. Митта – из фаунистического горизонта *kepleri*). Впоследствии было показано (Киселев, Рогов, 2007а), что экземпляр, принятый В.В Митта за *C. bodylevskyi*, происходит из слоя, расположенного выше (а не ниже) конкреций с кадоцератинами, определенными как *C. frearsi*.

Вышележащая пачка глинистых пород всеми авторами однозначно относится к зоне *Cadoceras elatmae* нижнего келловея. Однако внутреннее деление зоны *Elatmae* в разрезе существенно отличается в работах Д.Б. Гуляева и В.В. Митта (табл. 2.1.1). Основные различия наблюдаются в нижней части зоны, мощностью около 5 м. В.В. Митта эту часть разреза предположительно относил к интервалу *kepleri-falsum* предложенной им последовательности фаунистических горизонтов, однако данный вывод был сделан

лишь на основании положения этого уровня в разрезе, поскольку аммониты отсюда указаны не были (Митта, 2000б, с.18).

В том же интервале Д.Б. Гуляевым (2001) был выявлен комплекс аммонитов, в котором присутствуют как бореальные (кадоцератины и кепплериты), так и тетические (макроцефалитины) таксоны. В этом комплексе был определен *Macrocephalites jacquoti* H. Douville – вид-индекс базального биогоризонта келловея, эквивалентного биогоризонту *kepleri*. Находка этого важнейшего вида, впервые сделанная на территории России, позволила установить биогоризонт *jacquoti*, ранее выделенный в Западной Европе (Westermann, Callomon, 1988; Thierry et al., 1997), и, тем самым, зафиксировать основание келловея в разрезе. Однако, поскольку вид *M. jacquoti* известен также из двух верхних фаунистических горизонтов бата (*hollandi* и *hochstetteri*, см. Callomon et al., 1989; Dietl, 1994), Д.Б.Гуляев (2002, с.82) допускал сопоставление нижней части зоны Elatmae, содержащий *M. jacquoti*, с верхней частью батского яруса.

В комплексе биогоризонта *jacquoti* Д.Б. Гуляевым отмечаются и кепплериты, близкие к *K. kepleri*. Их плохая сохранность позволила автору дать определение только в открытой номенклатуре. Тем не менее, присутствие этой формы послужило дополнительным аргументом для проведения нижней границы келловея в основании слоя 2.

Позднее Д.Б. Гуляевым (2005) была предпринята попытка более детального расчленения нижней половины зоны Elatmae по распространению видов кардиоцератид. В данном интервале было установлено три новых биогоризонта *poultoni*, *primaevum*, *elatmae anabarensis*, выделенных в бассейне р. Пижмы. Такое же деление зоны Elatmae было предложено Д.Б. Гуляевым и для разреза Просек-Исады.

Разрез Просек-Исады играет ведущую роль при разработке и детализации биостратиграфических шкал верхнего бата и нижнего келловея для Европейской России. Однако, как показано выше, в настоящее время не существует единого мнения о строении разреза и возрасте выделенных в нем слоев. Разночтения присутствуют на всех уровнях иерархии стратиграфических подразделений: ярусном, зональном и инфразональном. Это послужило основанием для ревизии прежних представлений на основе новых исследований, выполненных на более высоком уровне детальности (Киселев, Рогов, 2007а,б).

Данный разрез является самым изученным разрезом верхнего бата и нижнего келловея в Среднем Поволжье. Он включает наиболее полную последовательность биостратонтов в данном интервале и в районе границы бата-келловея, на основании чего было предложено рассматривать разрез как возможный кандидат на роль GSSP келловея

(Киселев, Рогов, 2007а). В результате изучения верхнего бата и нижнего келловоя разреза в 2006 г. было существенно уточнено его строение и последовательность аммонитов (там же). В результате предложен новый, более детальный вариант инфразональной шкалы верхнего бата - базальной части нижнего келловоя (зоны *Elatmae*).

В батском интервале разреза установлены два биогоризонта *infimum* Gulyaev et Kiselev 1999 и *bodylevskiyi* Callomon 1984, отнесенные к зоне *Calyx* Callomon & Birkelund 1973. В нижнем келловее, в объеме зоны *Elatmae*, установлены биогоризонты *breve*, *frearsi*, *quenstedti*, *elatmae* (выделены по видам *Cadoceratinae*) и биогоризонт *jacquoti* (выделен по виду из *Macrocephalitinae*). Граница бата и келловоя проведена в основании биогоризонтов *breve* и *jacquoti*.

---

Юрские отложения Лысковского района располагаются на изгибе правого берега Волги и представляют собой эрозионный останец длиной около 7 км и шириной до 1,5 км между с. Просек и с. Исады (рис. 2.1.5(б)). Подошва юры начинается приблизительно от абсолютной отметки 160 м и подстилается верхнепермскими слоями. Обнажения юры наблюдаются в нескольких оврагах берегового склона и в карьере вблизи с. Просек. Основной разрез, где виден контакт батских и келловейских слоев, находится непосредственно под карьером. Дополнительные разрезы вскрываются в двух оврагах, расположенных на отрезке берега длиной 1,5 км выше основного разреза. В них наблюдаются только батские отложения и их контакт с верхнепермскими слоями. Между этими разрезами и с. Исады юрские отложения задернованы, и последнее обнажение в пределах указанного останца появляется непосредственно у с. Исады.

Описание разреза в 2006 г. проводилось в овраге на правом берегу Волги непосредственно под карьером (рис. 2.1.5(в)). В разрезе было выделено 11 слоев, из которых 5 отнесены к бату. Основная часть батского комплекса аммонитов происходит из слоя 7. Нижнюю границу батских слоев, на контакте с пермскими, выявить не удалось.

При изучении обнажений бата и келловоя в районе п. Просек в 2007 г. обнаружен более полный разрез батской песчаной толщи в овраге, расположенном за пределами карьера, ближе к п. Просек (разрез 2, рис. 2.1.5, В). Ниже дается сводное описание разрезов (снизу вверх). Батские слои подстилаются пестроцветными отложениями перми, непосредственно выше которых залегает следующая последовательность слоев (рис. 2.1.6):

## Верхний бат



**Слой 1.** Глина песчанисто-алевритистая, зеленовато-серая, неяснослоистая, плотная. В слое найдены раздавленные ядра аммонитов очень плохой сохранности. Мощность 0,1-0,2 м.

#### **Зона Variabile**

**Слой 2.** Глина алевритистая, зеленовато-серая или буровато-серая, переслаивающаяся с песком алевристо-глинистым различной окраски, от зеленовато-серого до серовато-бурого. В целом порода имеет полосчатую, «пестроцветную» текстуру. В песчаных прослоях часто встречаются глинистые примазки или гальки глины. Аммониты найдены лишь в верхней части слоя в виде трудно идентифицируемых ядер принадлежащим *Keplerites* и *Cadoceratinae*. Мощность 4 м.

**Слой 3.** Песок сильно глинистый и алевритистый, зеленовато-серый или зеленовато-охристый, плотный, неяснослоистый. Мощность 0,8-0,95 м.

**Слой 4.** Глина песчанисто-алевритистая, слабо-слюдистая, зеленовато-серая, неслоистая. В средней части слоя найдены раздавленные ядра *Keplerites ex gr. rosenkrantzi* Spath (Киселев, Рогов, 2007а, фототабл. 2, фиг. 3) и неопределимые *Cadoceratinae*. Мощность 1,5 м.

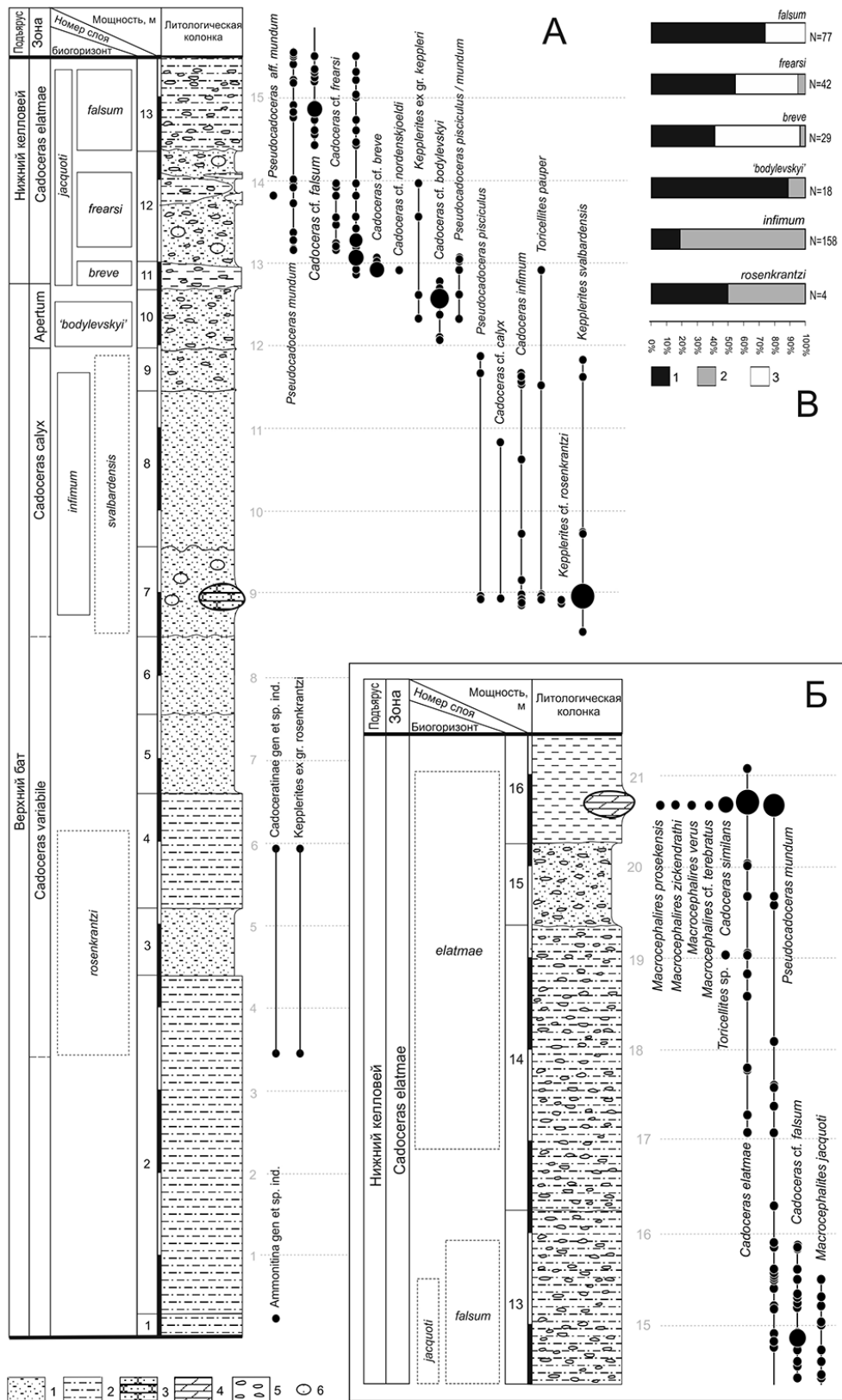
**Слой 5.** Песок мелкозернистый, алевритистый, желтовато-серый, неяснослоистый, плотный, со следами биотурбации. В кровле проходит тонкая, 2-5 мм, прослойка ожелезненного песка. Мощность 0,9 м.

Выше располагаются слои, первоначально описанные в соседнем овраге (разрезе 1)

**Слой 6.** Слой, аналогичный предыдущему (соответствует слою 1 разреза 1). Мощность 0,6-0,9 м.

#### **Зона Calyx**

**Слой 7.** Песок мелкозернистый, глинисто-алевритистый, буровато-серый, неяснослоистый, плотный, с округлыми включениями песка рыхлого, светло-серого (соответствует слою 2 разреза 1). В слое проходит горизонт крупных (до 0,7 м) конкреций карбонатного песчаника, плотного внутри и рыхлого снаружи. На том же уровне найдены небольшие, картофелевидные, конкреции фосфатизированного песчаника. Конкреции песчаника часто переполнены раковинами аммонитов, среди которых определены *Keplerites svalbardensis* Sokolov et Bodylevsky, *K. rosenkrantzi* Spath, *Toricellites pauper* (Spath), *Cadoceras (Catacadoceras) infimum* Gulyaev et Kiselev, *Pseudocadoceras (Costacadoceras) pisciculus* (Gulyaev). Кровля слоя неровная, волнистая. Видимая мощность 0,8-0,9 м.



**Рис. 2.1.6.** Распределение аммонитов и биостратиграфическое расчленение в разрезе Просек. А - нижняя часть разреза. Б - верхняя часть разреза. В - изменение таксономического состава аммонитов в верхнем бате – зоне Elatmae нижнего келловоя разреза Просек (по сборам 2006 г.). 1 – Cadoceratinae, 2 – Kosmoseratidae, 3 – Macrocephalitinae. N – число экземпляров в выборке. Обозначения: 1- песок глинисто-алевритистый; 2 – глина песчанисто-алевритистая; 3 – песчаник; 4 – мергель; 5 – ядра ихнофоссилий; 6 – фосфоритовые конкреции. Единица деления измерительной линейки 1 м (из [Киселев, Рогов, 2007а,б]).

**Слой 8.** Песок мелкозернистый, глинисто-алевритистый, слабо-слюдистый, охристо-серовато-бурый, плотный (соответствует слою 3 разреза 1). Ближе к кровле наблюдаются редкие кармановидные включения рыхлого песка. Окаменелости встречаются в виде песчанистых, слабо ожелезненных ядер. Аммониты встречаются редко и представлены таксонами предыдущего комплекса. Верхняя граница слоя слабо волнистая. В кровле проходит тонкая прослойка ожелезненного песка. Мощность 1,9 м.

**Слой 9.** Слой, аналогичный предыдущему (соответствует слою 4 разреза 1). В кровле проходит тонкая прослойка ожелезненного песка. Мощность 0,5 м.

**Слой 10.** Слой, аналогичный предыдущему (соответствует слою 5 разреза 1). Аммониты: *K. ex gr. keppleri* (Oppel), *T. pauper* (Spath), *C. (Paracadoceras) cf. bodylevskiy* Frebold (фототабл. 3, фиг. 1-4), *C. (?Catacadoceras) sp.*, *Ps. (Cos.) cf. pisciculus* (Gulyaev). Мощность 0,75-0,8 м.

#### **Нижний келловей, зона Elatmae**

**Слой 11.** Глина песчанисто-алевритистая, слабо-слюдистая, темно-серая, неслоистая, со следами интенсивной биотурбации (соответствует слою 6 разреза 1). Аммониты представлены ядрами и сильно раздавлены. Среди них определены: *C. (P.) breve* Blake (Киселев, Рогов, 2007а, фототабл. 4, фиг. 1-3), *C. (Cat.) cf. nordenskjoeldi* Callomon et Birkelund, *Ps. (Cos.) cf. pisciculus* (Gulyaev), *K. (K.) ex gr. keppleri* (Oppel), *Macrocephalites jacquoti* Douville. Мощность 0,3-0,4 м.

**Слой 12.** Песок мелкозернистый, глинисто-алевритистый, слабо-слюдистый, плотный, буровато-серый или серовато-желтый, с рыжеватыми лимонитизированными примазками (соответствует слою 7 разреза 1). Слой переполнен раздавленными глинистыми ядрами ихнофоссилий. Реже встречаются картофелевидные включения песка мелкозернистого, рыхлого, кремово-серого. В верхней половине слоя попадаются линзы песчанистой глины, переполненной песчанистыми ядрами ихнофоссилий. Аммониты встречаются в виде раздавленных ядер и представлены: *K. ex gr. keppleri* (Oppel), *C. (P.) cf. frearsi* (Orbigny), *Ps. (Cos.) mundum* (Sasonov), *Ps. (Cos.) aff. mundum* (Sasonov), *M. jacquoti* Douville. Мощность 1,2-1,3 м.

**Слой 13.** Глина песчанисто-алевритистая, слабо-слюдистая, темно-серая, с частыми кремово-серыми пятнами и лимонитизированными примазками, неслоистая, со следами интенсивной биотурбации (соответствует слою 8 разреза 1). Аммониты: *C. cf. falsum* Voronetz, *Ps. (Cos.) mundum* (Sasonov), *M. jacquoti* Douville. Мощность 1,9 м.

**Слой 14.** Глина песчанисто-алевритистая, кремово-серая, с темно-серыми пятнами и лимонитизированными примазками, неслоистая, переполненная песчанистыми, раздавленными ядрами ихнофоссилий (соответствует слою 9 разреза 1). Среди аммонитов

преобладают раздавленные ядра *Ps. (Cos.) mundum* (Sasonov). Реже встречаются *C. (P.) elatmae* (Nikitin). Мощность 3,1 м.

**Слой 15.** Песок, как и в слое 12, но без включений (соответствует слою 10 разреза 1). Аммониты те же, что и в слое 14. Мощность 0,9 м.

**Слой 16.** Глина темно-серая, известковистая, однородная, неслоистая (соответствует слою 11 разреза 1). Вблизи подошвы (0,3-0,5м) наблюдается горизонт крупных, овальной формы, септированных конкреций мергеля плотного, серого внутри и темного снаружи. В глине аммониты представлены раздавленными ядрами, в конкрециях имеют полную сохранность раковины. Из конкреций происходит основной комплекс аммонитов зоны Elatmae: *C. (P.) elatmae* (Nikitin), *C. simulans* Spath, *Ps. (Cos.) mundum* (Sasonov), *M. verus* Buckman, *M. prosekensis* Gulyaev, *M. cf. terebratus* (Phillips), *M. zickendrathi* Mitta. Видимая мощность 1,1 м.

Более высокие интервалы келловей (зоны Subpatruus, Koenigi, Calloviense) лучше обнажены в разрезе у с. Исады. Здесь, выше глин зоны Elatmae наблюдается следующая последовательность слоев:

#### **Нижний келловей, зона Subpatruus**

**Слой 1.** Глина неслоистая, вязкая, серая, сильно огипсованная. В средней части слоя, в 3 м ниже кровли, проходит горизонт конкреций фосфатизированного мергеля с *Cadochamoussetia surensis* (Nik.). В этом же слое Гуляев (1999, 2001) отмечает присутствие комплекса аммонитов с *Cad. subpatruus* (Nik.) на том же уровне, что и *Cad. surensis*. Это наблюдение не подтверждено более поздними исследованиями. Мощность 7-9 м.

#### **Зона Koenigi**

**Слой 2.** Песок среднезернистый, зеленовато-бурый, с мелкими лимонитизированными конкрециями песчаника и углефицированными остатками древесины. Мощность 0,4 м.

**Слой 3.** Алеврит крепкий, переходящий в алевролит темно-бурый, с ярко рыжими лимонитизированными примазками, оолитовый, содержащий пропластки и округлые конкреции алевролита оолитового, размером 0,1 - 0,4 м. Аммониты: *Cadoceras (Cadoceras) tolype* Buckman, *C.? confusum* (Gulyaev), *C. laetum* Gulyaev, *Chamoussetia buckmani* Callomon et Wright, *Pseudocadoceras agitabile* Kiselev, *Ps. aff. whithami* Callomon et Wright, *Ps. bellator* Kiselev, *Ps. cf. tsitowichae* (Parychev), *Kepplerites (Gowericeras) curtilobus* (Buckman), *Toricellites corticornutus* Buckman, *Proplanulites* spp. Мощность 0,5-0,6 м.

### Обоснование биостратиграфического расчленения

Детальное литологическое изучение разреза показало, что его строение более сложное, чем это выглядело в прежних описаниях (Гуляев, Киселев, 1999а,б; Гуляев, 2001). Не существует четкого деления разреза на две толщи - песчанистую и глинистую. Все слои состоящие из преимущественно песчаной фракции в той или иной степени содержат примесь глинистых частиц, а слои, представленные глинами, сильно опесчанены. Глинистая пачка (слои 6-11) представляет чередование более глинистых и опесчаненных слоев с увеличением мощности глинистых слоев вверх. Существует лишь общая тенденция увеличения глинистой размерности к верхней части разреза. Изученная последовательность пород представляет трансгрессивную серию осадков, сформированных, видимо, в условиях относительно непрерывного осадконакопления.

Аммониты обнаружены по всей толще разреза, что позволяет провести его детальное биостратиграфическое расчленение. Они образуют шесть последовательно сменяющихся комплексов, представленных видами трех подсемейств – кадоцератин, кепплеритин и макроцефалитин. Только одно подсемейство, кадоцератины, распространено по всему разрезу в виде последовательности видов одной филогенетической линии *Cadoceras* (*Catacadoceras*) – *C.* (*Paracadoceras*). На его основе происходит выделение инфразональных биостратонов. Виды кепплеритин и макроцефалитин встречаются лишь в отдельных интервалах разреза и являются маркерами зональных и ярусных подразделений.

#### Верхний бат

В базальной части разреза нижние три слоя представляют переотложенные породы подстилающих пермских слоев, и в значительной мере сохраняют признаки пестроцветности. Первые определяемые аммониты встречаются в слое 4 и представлены, в основном, *Keplerites*, близкие к *K. rosenkrantzi* Spath. Последний вид является характерным видом-индексом фаунистического горизонта 21 инфразональной шкалы Восточной Гренландии (Callomon, 1993). Фаунистический горизонт *rosenkrantzi* расположен в верхней части зоны *Variabile* восточно-гренландской шкалы. В связи с этим слой 4 (и предположительно слои 1-3) могут быть эквивалентны зоне *Variabile* и соответствуют средней части верхнего бата.

Вышележащие слои 7-9 содержат разнообразную фауну аммонитов, среди которой присутствуют виды, характерные для восточно-гренландской зоны *Calyx*. В комплексе аммонитов преобладают кепплеритины, в первую очередь *K. svalbardensis*. Последний является типичным представителем фаунистического горизонта 22 *K. peramplus* зоны *Calyx* (по Callomon, 1993).

В зоне Calyx устанавливается один биогоризонт – *infimum*, выделенный ранее (Гуляев, Киселев, 1999а,б). Его объем занимает основную часть зоны, включая слои 7 и 8. Большая часть экземпляров вида-индекса биогоризонта происходит из конкреций слоя 7. В матриксе слоя 8 найдено несколько деформированных экземпляров, не отличающихся от таковых из слоя 7. Из слоя 8 происходит деформированное ядро экземпляра с конечной жилой камерой, изображенного ранее (Гуляев, Киселев, 1999а, табл. 2, фиг. 6) и ошибочно переопределенного В.В. Митта как *Cadoceras bodylevskiyi* Frebold (этот экземпляр сохраняет выраженные первичные и вторичные ребра до конечного устьевого края, что типично для *Catacadoceras*).

В восточно-гренландской шкале зона Calyx представлена в объеме двух фаунистических горизонтов (Callomon, 1993), выделенных по роду *Kepplerites*: 22 – *peramplus* и 23 – *vardekloeftensis*. Вид-индекс зоны отмечается Дж. Калломоном только в верхнем фаунистическом горизонте. По мнению Калломона (персональное сообщение), найденные в разрезе Просек экземпляры, ранее определявшиеся как *C. calyx*, близки лишь уклоняющимся вариациям выборки вида из фаунистического горизонта 23 и более соответствуют кадоцератинам фаунистического горизонта 22. Присутствие *K. svalbardensis* также подтверждает эквивалентность слоя 7 нижней части зоны Calyx.

Терминальная часть верхнего бата в сводном разрезе соответствует слою 10. Аммониты встречаются редко и имеют, как правило, плохую сохранность в виде полураздавленных ядер. Комплекс представлен преимущественно кадоцератинами, среди которых определены *C. cf. bodylevskiyi*. Это служит основанием для установления в слое биогоризонта '*bodylevskiyi*' (номенклатуру и описание см. в специальном разделе).

**Нижний келловей** представлен преимущественно глинистыми отложениями зоны Elatmae. Основание нижнего келловей в разрезе фиксируется по появлению в слое 11 *Macrocephalites jacquoti*, вида-индекса базального биогоризонта келловей в Западной Европе (Westermann, Callomon, 1988; Thierry et al., 1997). Биогоризонт *jacquoti* занимает широкий интервал в разрезе, включающий слои 11-13, в которых установлено три биогоризонта, выделенных по кардиоцератидам (*breve*, *fearsisi*, *falsum*). В основании келловей установлен биогоризонт *breve*, имеющий широкое распространение в Европейской России, а также отмечен в Англии, Восточной Гренландии и на Северном Кавказе (номенклатуру и описание см. в специальном разделе).

В слое 11 найден экземпляр, близкий к *C. (Catacadoceras) nordenskjoldi* Callomon et Birkelund – зональному виду-индексу восточно-гренландской шкалы. Его присутствие в биогоризонте *jacquoti* позволяет иначе рассматривать корреляцию зон Apertum и Nordenskjoldi с западно-европейской стандартной шкалой.

*Keplerites* встречаются крайне редко в слоях 11 и 12. Они имеют плохую сохранность и определяются как *K. ex gr. kepleri*. Поэтому в данном разрезе установление биогоризонта *kepleri* является преждевременным.

Слои 14-16 относятся к биогоризонту *elatmae*, наиболее представительный комплекс которого происходит из конкреций мергеля слоя 16. Это наиболее легко опознаваемый интервал в разрезе, состоящий из песчанистых, биотурбированных глин, в которых конкреции находятся в виде единственного горизонта. Аммониты биогоризонта *elatmae* в Просеке представлены классическим набором видов кадоцератин и макроцефалитин и описаны в нескольких публикациях (Гуляев, 1999; 2001; Митта, 2000б).

### **Лекаревка**

Разрез у д. Лекаревка (левый берег р. Суры, Нижегородская обл.) был описан В. В. Митта (Митта, Стародубцева, 1998; Митта, 2000; 2004а,б). Первоначально конкреции с «*K. ex gr. svalbardensis*» им были отнесены, предположительно, к верхнему бату (Митта, Стародубцева, 1998). Позднее (Митта, 2000), при первом описании разреза, слой 5 с конкрециями, содержащими «*K. ex gr. svalbardensis*» и «*Cadoceras bodylevskiyi*», был отнесен к фаунистическому горизонту *bodylevskiyi*, который располагался в основании нижнего келловея, а не в бате.

В более поздних работах В.В.Митта (2004а,б) дает иные определения аммонитам, найденным в слое 5. *K. ex gr. svalbardensis* переопределяется им как *K. traillensis* Donovan. В комплекс кадоцератин, наряду с *C. bodylevskiyi*, добавляется новый вид *Cadoceras nordenskjoeldi* Callomon et Birkelund. На основании данных переопределений В.В.Митта дважды изменено название фаунистического горизонта в слое 5:

1. Митта, 2004а - *K. traillensis* et *C. bodylevskiyi* (эквивалентного фаунистическому горизонту *kepleri* I Южно-Германской шкалы).

2. Митта, 2004б; Mitta, 2007 – три фаунистических горизонта *K. traillensis*, *C. bodylevskiyi* и *C. nordenskjoeldi*.

Выделенные В.В.Митта фаунистические горизонты помещены им в основание подзоны *Kepleri* зоны *Elatmae*.

Изучение разреза авторами данной публикации в 2007 г. позволяет несколько уточнить строение разреза.

Нижняя часть разреза закрыта оползнями и нами не изучена. Видимые слои, доступные расчистке расположены в средней части берегового склона. Здесь, снизу вверх, расположены следующие слои:

### **Верхний бат**

**Слой 1.** Песок алевритистый, мелкозернистый, серовато-бурый, неяснослоистый. Видимая мощность 0,2-0,4 м.

**Слой 2.** Алеврит глинистый, местами песчанистый, серовато-бурый. В слое найдено несколько крупных (до 1м) караваеобразных конкреций песчанистого мергеля, в которых найдены макрофоссилии. Аммониты деформированы, сохраняют раковинный слой и часто переполняют породу. Среди них преобладают (95%) *K. svalbardensis* (Киселев, Рогов, 2007б, фототабл. 1, фиг. 3). Реже встречаются кадоцератины. Мощность 0,5-0,7 м.

**Слой 3.** Песок алевритистый, мелкозернистый, серовато-бурый. Верхняя граница слоя не найдена из-за перекрывающего оползня. Видимая мощность 0,5 м.

#### **Нижний келловей**

**Слой 4.** Глина серовато-бурая, песчанистая, с небольшими конкрециями мергеля серого. По неопубликованным данным Д.Б.Гуляева, в конкрециях встречаются аммониты, характерные для зоны Elatmae: *C. falsum*, *Ps. mundum*, *M. jacquoti* и др. Нижняя граница слоя не прослежена из-за оползня. Видимая мощность около 10-12 м.

Литологически разрез имеет выраженное деление на две части: нижнюю песчанистую, и верхнюю глинистую. Это в целом аналогично строению разреза Просек, где нижняя песчанистая пачка также, в основном, соответствует верхнему бату, а глинистая – нижнему келловей. Характерно, что рассмотренное выше описание не совсем совпадает с описанием юрской части разреза (слои 4-6), приведенным в работе В.В.Митта (2000). Все слои им описаны как глины и, таким образом, деление разреза на песчанистую и глинистую пачки здесь не просматривается.

В нижней, песчанистой пачке нами обнаружен лишь один горизонт караваеобразных конкреций. Аммониты, найденные в нем, принадлежат преимущественно к *K. svalbardensis* и характеризуют зону Calyx верхнего бата. Эти конкреции, вероятно, изохронны конкрециям слоя 7 разреза Просек. Об этом свидетельствует ряд признаков: а) сходство аммонитового комплекса по видовому составу и по соотношению экземпляров *Keplerites/Cadoceratinae*; б) тафономическое сходство захоронения макрофоссилий – массовые скопления раковин с различной ориентацией и хорошей сохранностью раковины; в) единство положения конкреций в пределах песчанистой пачки разреза.

Все вышеперечисленные указывают на специфическое седиментологическое событие, связанное с накоплением подобного типа конкреций, происходившее в пределах единого бассейна осадконакопления на территории Поволжья.



Нами не обнаружено в разрезе конкреций с *K. traillensis*, *C. bodylevskyi* и *C. nordenskjoldi*. Не исключено, слои с данной фауной в разрезе просто не найдены. Примечательно, что и большинство конкреций с данными аммонитами были найдены В.В.Митта не в коренном залегании (Митта, 2004б, т. 4, ф.1).

Таким образом, в разрезе Лекаревка существует интервал, принадлежащий верхнему бату, эквивалентный зоне Calyx разреза у с. Просек.

### Бассейн р. Алатырь

Впервые разрезы верхнего бата и нижнего келловея Мордовии, содержащие комплексы аммонитов, были указаны и описаны В.В.Митта (Митта, 2004а,б; 2005; 2006; Mitta, 2005). Им рассмотрено четыре разреза, обозначенных как Алатырь I-IV, местонахождение которых указывается в бассейне р. Алатырь северо-западнее г. Саранска без точной привязки. Все они имеют однотипное строение, для которого характерно деление на песчанистую и глинистую части. В песчанистой части (приалатырская серия лукоянской толщи) В.В.Митта указывается богатый комплекс аммонитов верхнего бата, представленный как *Kepplerites*, так и *Cadoceratinae*. Среди кадоцератин выделены новые виды, из которых *C. (Catacadoceras) keuppi* (Mitta) и *C. (Cat.) nageli* (Mitta) выбраны в качестве видов-индексов биостратиграфических подразделений.

По распространению аммонитов, преимущественно в разрезе Алатырь II, В.В.Митта (Mitta, 2005; 2007) предложил оригинальную модель зонального и инфразонального деления батской части разреза, соответствующей почти всей песчанистой пачке. Эта часть разреза соответствует целиком выделяемой зоне *C. keuppi*, которая рассматривается как эквивалент зон *Variabile* и *Calyx* восточно-гренландской шкалы. В зоне *C. keuppi* выявлена последовательность следующих аммонитов (снизу вверх):

1. *C. (Cat.) nageli* (Mitta), *C. (Cat.) efimovi* (Mitta), *K. aff. inflatus* Callomon
2. *C. (Cat.) keuppi* (Mitta), *K. svalbardensis* Sok. et Bodyl.
3. *K. aff. peramplus* Spath, *K. svalbardensis* Sok. et Bodyl, *C. calyx* Spath.
4. *K. vardekloeftensis* Callomon, *K. aff. dietli* Shairer.

На основании этой последовательности выделено три новых фаунистических горизонта *nageli*, *keuppi*, *aff. peramplus*, и установлен восточно-гренландский *vardekloeftensis*.

В кровле части песчанистой пачки разреза Алатырь III, выше раздела, фиксирующего отчетливый перерыв в осадконакоплении, найден комплекс кадоцератин,

среди которых Митта (2005) определяет *Cadoceras apertum* Callomon et Birkelund. В этом интервале В.В.Митта установил фаунистический горизонт *apertum*, эквивалентный таковому *apertum*  $\alpha$  инфразональной шкалы Восточной Гренландии. Этот горизонт помещен в верхний бат выше зоны *S. keurri*.

Глинистая часть разреза, по В.В.Митта, содержит аммонитовый комплекс зоны *Elatmae* и относится, соответственно, к нижнему келловею.

Нами изучено два разреза на р. Ладка (левый приток р. Инсар, бассейн р. Алатырь) в районе д. Большая Пестровка (Ичалковский р-н, Мордовия) в 2007-2009 г. Оба разреза имеют однотипное строение, но в деталях отличаются как литологически, так и палеофаунистически.

**Разрез Большая Пестровка-1 (северный)** (иногда обозначен как разрез Репьевка в разных работах) описан в четырех песчаных карьерах, расположенных в 1-2 км к северо-северо-западу от русла р. Ладки (левый берег). При первом описании обозначен как разрез Большая Пестровка - 1 (Киселев, Рогов, 2007б). В разных карьерах он имеет однотипное строение: нижняя часть разреза представлена толщей косослоистых песков и песчаников (приалатырская серия лукоянской толщи), верхняя - глинами базального нижнего келловея. Биостратиграфическое строение песчаной толщи в разных карьерах (1-4, с юга на север) различается весьма существенно, поэтому ниже приводится описание отдельных разрезов.

Разрез карьеров 2-3 (БП-1[2,3]). Нижняя часть разреза (толща батских песков и песчаников) описана в северной стенке карьера 2 (2007 г.), верхняя часть (келловейские глины) в карьере 3 (2016 г.) (рис. 2.1.7[а]).

### **Верхний бат**

**Слой 1.** Песок среднезернистый, белесовато-охристый, косослоистый, рыхлый. Нижняя часть слоя закрыта осыпью. Кровля неровная, отчетливо волнистая. Вблизи кровли располагается горизонт обилия вертикальных ихнофоссилий. В двух метрах ниже кровли расположен горизонт больших, уплощенных конкреций железистого песчаника, имеющего плитчатую структуру. Выше расположено несколько горизонтов конкреций округлой формы железисто-фосфатизированного песчаника. В последних найдены *K. ex gr. rosenkrantzi* Spath (Киселев, Рогов, 2007б, фототабл. 2, фиг. 1, 2). В осыпи, в конкреции подобного типа, найден *S. (Cat.) nageli* (Mitta). Видимая мощность около 10 м.

**Слой 2.** Песок средне-мелкозернистый, желтовато-белый, рыхлый. Подошва неровная. Мощность около 0,1-0,2 м.

**Слой 3.** Песчаник мелкозернистый, желтовато-бурый, рыхлый с плоскими конкрециями более плотного железистого песчаника, в которых найдены аммониты *C. (P.) apertum* Callomon et Birkelund (Киселев, Рогов, 2007б, фототабл. 5, фиг. 1-3), *Ps. (Cos.) ex gr. mundum* (Sasonov). Мощность до 0,1 м.

#### **Нижний келловей**

**Слой 4.** Глина буровато-серая, плотная, неяснослоистая. Аммониты встречаются редко, раздавлены. В нижней части слоя встречены *C. (Paracadoceras) elatmae* (Nikitin), *Ps. (Costacadoceras) mundum* (Sasonov). В верхней части слоя (4-5 м выше подошвы) залегает горизонт крупных шарообразных конкреций мергеля с аммонитами хорошей сохранности, среди которых определены *C. (P.) elatmae* (Nikitin), *Ps. (Cos.) mundum* (Sasonov). Мощность до 6-7 м.

**Слой 5.** Глина серая, плотная, горизонтально-слоистая. Аммониты (в виде пиритизированных или мергелистых ядер) найдены в средней части слоя и представлены *Cadochamoussetia surensis* (Nikitin). Мощность до 3-3,5 м.

#### **Средний келловей**

**Слой 6.** Мергель оолитовый, желтовато-серый, оскольчатый, с *Erymnoceras coronatum* (Brug.). Мощность 0,3-0,5 м.

**Разрез Большая Пестровка-2 (южный)** расположен в старом песчаном карьере на правом берегу р. Ладки у западного края д. Большая Пестровка, юго-западнее на 1,5 км от разреза БП-1[2]. В наиболее высокой части разреза, с применением расчистки, выявлена следующая последовательность слоев (по [Киселев, Рогов, 2007б], с дополнениями) (рис. 2.1.8):

#### **Верхний бат**

**Слой 1.** Песок среднезернистый, местами глинистый, косослоистый, светлый, белесовато-серый. Серии косослоистого песка обрамлены тонкими прослойками серой глины. Окаменелости не найдены. Видимая мощность около 6 м.

**Слой 2.** Песок среднезернистый, светлый, охристый, косослоистый, рыхлый. Кровля неровная, отчетливо волнистая. В слое найдено два горизонта конкреций песчаника. Нижний горизонт (4м ниже кровли) состоит из крупных, до 1м, конкреций карбонатно-фосфатизированного песчаника, сверху покрытого железистой коркой. В конкрециях обнаружено массовое скопление аммонитов хорошей сохранности, среди которых на 90% и выше преобладают кепплеритины, в первую очередь *K. svalbardensis* (Киселев, Рогов, 2007б, фототабл. 1, фиг. 1). Верхний горизонт (1,5-1,8м) состоит из

небольших конкреций железисто-фосфатизированного песчаника шаровидной или уплощенной формы с *K. vardekloeftensis*. Видимая мощность около 10 м.

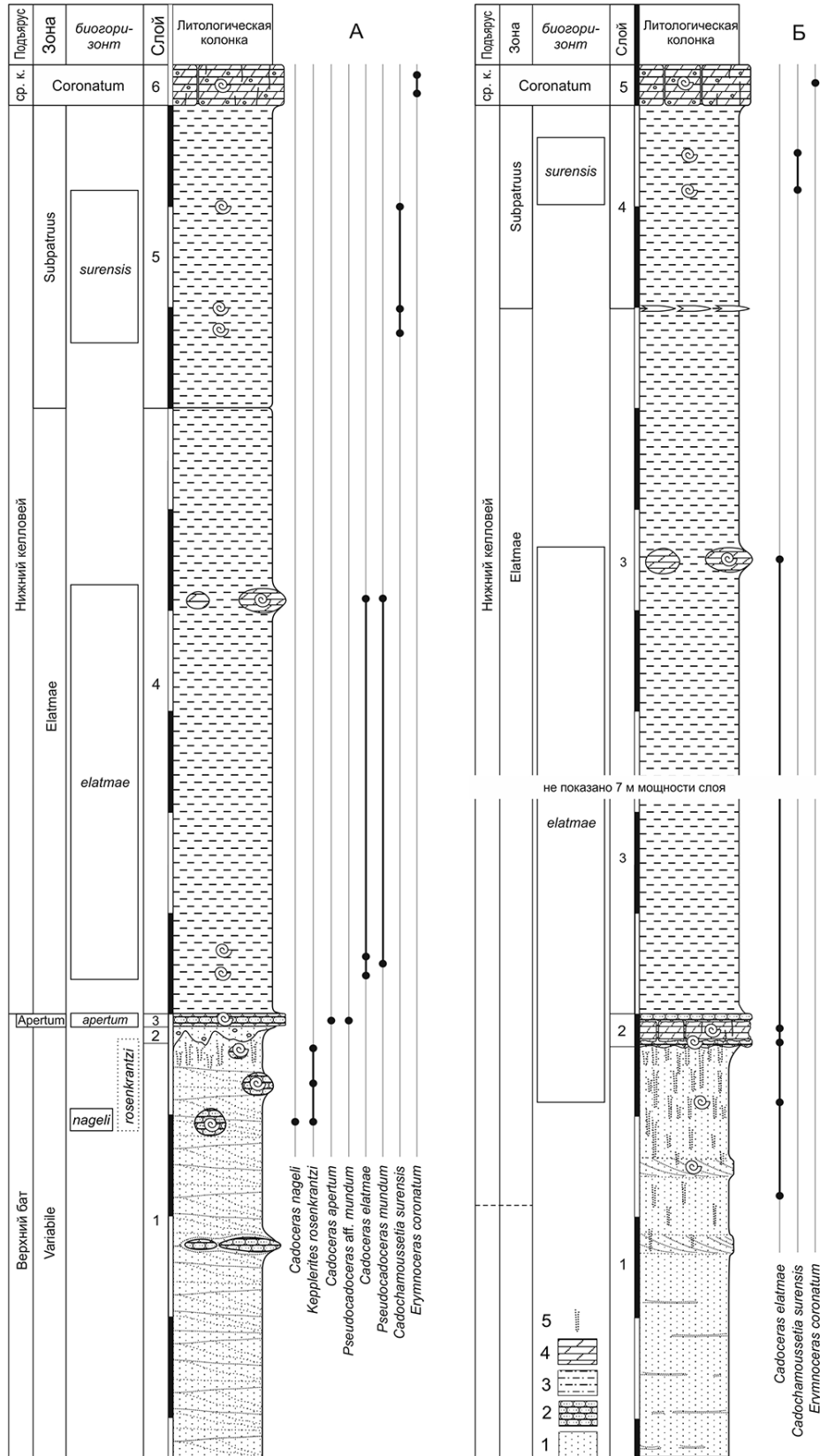


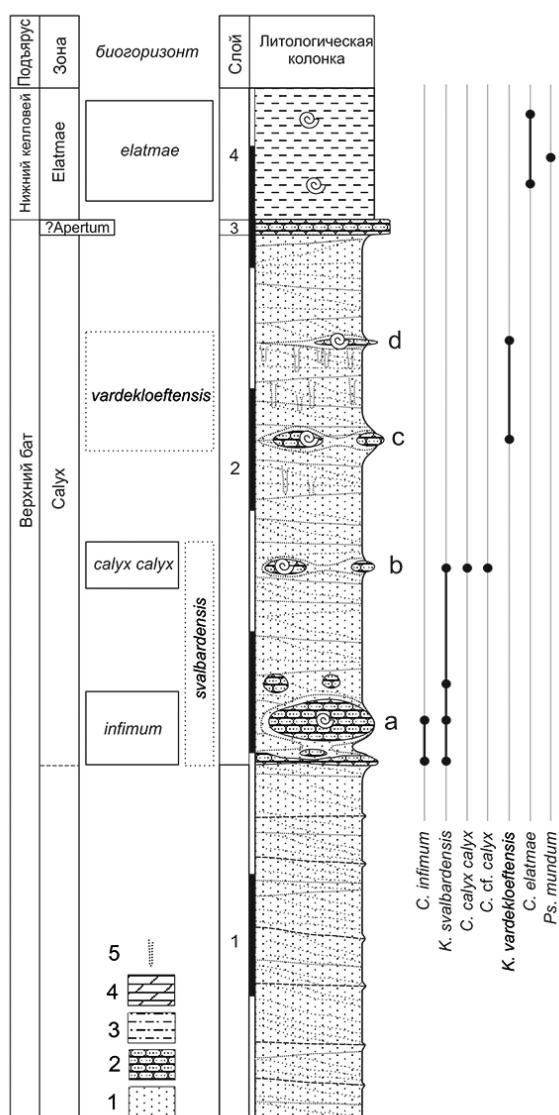
Рис. 2.1.7. Распределение аммонитов и биостратиграфическое расчленение в разрезах Большая Пестровка-1 (А) и Трофимовщина (Б). Обозначения: 1- песок; 2 – песчаник; 3 – алевроит; 4 – мергель; 5 – ядра ихнофоссилий. Единица деления измерительной линейки 1 м.

**Слой 3.** Песчаник мелкозернистый, желтовато-бурый, рыхлый, плитчатый.  
Мощность 0,05-0,1 м

**Нижний келловей**

**Слой 4.** Глина буровато-серая, плотная с *C. (P.) elatmae*, *Ps. (Cos.) mundum*.  
Видимая мощность около 3 м.

Несмотря на однотипное литологическое строение обоих разрезов, аммонитовая последовательность в слое 1 различается. Верхняя часть песчаной толщи разреза Большая Пестровка-1 содержит более древний комплекс кепплеритов, близких к *K. rosenkrantzi*. К верхнему интервалу принадлежат находки *C. nageli*, найденные в осыпи. Оба вида близки аммонитам из зоны *Variabile* восточно-гренландской шкалы, в первую очередь из фаунистического горизонта *rosenkrantzi*.



**Рис. 2.1.8.** Распределение аммонитов и биостратиграфическое расчленение в разрезе Большая Пестровка-2. Обозначения: 1- песок; 2 – песчаник; 3 – алеврит; 4 – мергель; 5 – ядра ихнофоссилий. Единица деления измерительной линейки 1 м.

В разрезе Большая Пестровка-2 в верхней части слоя 1 характер конкреционных горизонтов и состав аммонитов заметно меняется. Во-первых, в разрезе присутствует горизонт крупных конкреций, переполненных *K. svalbardensis*, аналогичный таковому в разрезах у п. Просек и д. Лекаревка. Выше него появляется горизонт с *K. vardekloeftensis*. Оба интервала с кепплеритами отвечают фаунистическим горизонтам 22 и 23 зоны Calyx Восточной Гренландии. Разрез 2 очень близок (если не идентичен) разрезу Алатырь II, где верхняя часть разреза имеет близкую последовательность кепплеритов. Здесь же, чуть ниже горизонта с *K. aff. peramplus* (= *K. svalbardensis*), В.В. Митта отмечает присутствие *C. keurpi* (= *C. infimum*). В том же горизонте В.В. Митта (Mitta, 2007) фиксирует и присутствие *C. calyx*. Таким образом, состав аммонитов в данном конкреционном горизонте аналогичен таковому в разрезе у п. Просек (слой 7), что позволяет установить в этом разрезе зону Calyx.

В разрезе Большая Пестровка-1 (БП-1[2]), очевидно, содержится только нижняя часть песчанистой толщи верхнего бата, охарактеризованная аммонитами. Верхняя часть, присутствующая в разрезе Большая Пестровка-2, вероятно, перемыта. На это указывают, дополнительно, отчетливые признаки перерыва в кровле слоя 1. Проявление локального размыва верхних зон верхнего бата наблюдается не только при сравнении разрезов БП-1 и БП-2 (удаленных друг от друга на 1,5 км), но даже в разных карьерах разреза БП-1 (удаленных на 0,2 км). Так, в разрезе БП-1[4] пески верхнего бата достигают мощности до 15 м, при этом в кровле песчаной толщи найдено два горизонта конкреций песчаника (0,5 м и 1,5 м ниже кровли) с *K. svalbardensis* и *K. vardekloeftensis*. Таким образом, в самой северной части разреза Большая Пестровка-1 устанавливается зона Calyx, которая южнее, в том же разрезе, размыта, и опять наблюдается уже в разрезе Большая Пестровка-2.

В слое 3 разреза Большая Пестровка-1 (БП-1[2]) обнаружен комплекс аммонитов, аналогичный таковому из разреза Алатырь III, где был установлен Митта (Mitta, 2005) фаунистический горизонт *apertum*.

**Разрез Трофимовщина** (Ромодановский р-н, Мордовия) расположен в 7 км южнее разрезов Большая Пестровка и находится в песчаном карьере у д. Трофимовщина (Ромодановский р-н, Мордовия). Разрез так же состоит из песчанистой и глинистой толщи, как и вышеописанные, и состоит из следующих слоев (снизу вверх, описание 2016 г.) (рис. 2.1.7[6]).

#### **Нижний келловей**

**Слой 1.** Песок мелкозернистый, местами косослоистый, охристый светло-серый, с прожилками ожелезнения. В слое выделяются два прослоя серийно-косослоистого песка

мощностью 0,15 м, расположенные в 1,25 м и 2 м ниже кровли. По всему слою рассеяны ихнофоссилии, из них ближе к подошве преобладают беспорядочно ориентированные, а ближе к кровле (верхние 2м) - по типу *Skolithos*. Аммониты встречены в интервале 1,3 м ниже кровли, начиная с верхнего прослоя косослоистых песков. Найдены только кадоцератины - *Cadoceras elatmae* (Nik.). Видимая мощность около 7 м.

**Слой 2.** Песчаник мелкозернистый, сильно железистый, ржаво-бурый или иссиня-черный, мощностью 0,15-0,2 м. В слое выделяется три горизонта: нижний - песчаник темно-бурый, плавно переходящий в нижележащий слой, мощностью 2-3 см; средний - мергель песчанистый, серовато-охристый, мощностью около 10 см; песчаник сильно ожелезненный, от бурого до черного, мощностью до 3 см. В среднем горизонте часто встречается фауна в виде ожелезненных ядер аммонитов и двустворок. Среди аммонитов найдены *C. elatmae* (Nik.) и *Pseudocadoceras mundum* (Sas.).

**Слой 3.** Глина неслоистая, серая, плотная (полная мощность и строение слоя наблюдается в соседнем карьере, расположенном в 200-300 м севернее). В верхней части слоя (2,5 м ниже кровли) расположен горизонт крупных караваеобразных конкреций мергеля серого, оскольчатого, в которых найдены аммониты *C. (P.) elatmae* и *Ps. (Cos.) mundum*. Мощность 14 м.

**Слой 4.** Глина слабо-горизонтально слоистая, серая, плотная. В подошве залегает горизонт сконденсированных ростров белемнитов. Аммониты (в виде мергелистых ядер) найдены в верхней части слоя и представлены *Cadochamoussetia surensis* (Nikitin). Мощность около 2 м.

#### **Средний келловей**

**Слой 5.** Мергель оолитовый, желтовато-серый, крепкий, с *Erymnoceras coronatum* (Brug.). Мощность до 0,4 м.

Литостратиграфически этот разрез близок к остальным разрезам бассейна р. Алатырь трехчленным строением: наличием песчаной толщи в нижней части разреза, глинистой толщи - в верхней, и пограничной прослойкой сильно ожелезненных бронирующих песчаников. Отличия связаны с возрастом песчаной пачки, которая по аммонитам относится к зоне *Elatmae* и, соответственно, к нижнему келловею. С учетом этого большая видимая часть песчаной и глинистой толщи, в том числе и пограничный прослой песчаника, относится к одному биогоризонту - *elatmae*. Это свидетельствует о разновозрастности приалатырской серии в разных участках бассейна. Омоложение возраста кровли песчаной толщи наблюдается как в южной части бассейна (начиная от разреза Трофимовка и южнее), так и в северной части (разрез Починки).

---

Биостратиграфическая шкала бата и базального нижнего келловея Среднего Поволжья (бассейн Суры) и прилегающих территорий (бассейн Мокши) включает 5 зон и 13 биогоризонтов, составляющих основу биостратиграфической стандартной шкалы Европейской России (таб. 2.1.2). Стратиграфическими реперами этой шкалы являются биогоризонты, прослеживаемые в большинстве разрезов: *infimum*, *elatmae*, *surensis*. Остальные биогоризонты встречаются реже, поскольку чаще или не распознаются в разрезе по аммонитам, либо отсутствуют, фиксируя перерыв в осадконакоплении. Морской верхний бат обнаружен только в разрезах вдоль Сурско-Алатырской оси субмеридионального простирания, за пределами которой на юге (начиная от разреза Трофимовщина) не распознается или отсутствует. Эта ось является частью поля морского бата, также имевшего субмеридиональное простирание по линии Просек-Саратов.

Таблица 2.1.2. Зональное и инфразональное деление бата и базального нижнего келловея Среднего Поволжья, принятое в данной работе.

подъярус	зона	биогоризонт	Долиновка	Порецкое	Просек	Лекаревка	Б. Пестровка-1	Б. Пестровка-2	Трофимовщина	Починки	Краснослободск
нижний келловей	Subpatruus	<i>Chamoussetia saratovensis</i>									
		<i>Cadochamoussetia subpatruus</i>									
		<i>Cadochamoussetia surensis</i>									
		<i>Cadochamoussetia tschernyschewi</i>									
	Elatmae	<i>Cadoceras elatmae</i>									
		<i>Cadoceras falsum</i>									
		<i>Cadoceras frearsi</i>									
<i>Cadoceras breve</i>					?						
верхний бат	Apertum	<i>Cadoceras 'bodylevskiy'</i>									
		<i>Cadoceras apertum</i>					?				
	Calyx	<i>Cadoceras calyx calyx</i>   <i>Keplerites vardekloeftensis</i>									
		<i>Cadoceras infimum</i>   <i>Keplerites svalbardensis</i>									
	Variabile	<i>Cadoceras nageli</i>   <i>Keplerites rosenkrantzi</i>									

### Каневские дислокации

Район Каневских дислокаций расположен в 80-100 км юго-восточнее г. Киева, на правом берегу Днепра, в пределах крутой излучины около г. Канев («Каневский полуостров», Черкасская обл.). Это место является классическим местонахождением разрезов юры Украины, в первую очередь келловея. Последний наиболее полно охарактеризован палеонтологически, содержит представительную фауну аммонитов, на основании которой возможно проведение детального биостратиграфического расчленения.



Изучению стратиграфии келловея Каневских дислокаций посвящено множество публикаций, начиная с работ К.М. Феофилактова (1851) и А.Д. Карицкого (Карицкий, 1884; 1890; Karitzky, 1886; 1887), и заканчивая работами А.В. Парышева (Парышев, 1969; 1977; Парышев, Никитин, 1981). Последние являются наиболее современными и важными для понимания биостратиграфического строения келловея рассматриваемой территории. В них даны подробные описания Каневских разрезов, монографическое описание аммонитов, проведена ревизия стратиграфических схем предшествующих авторов и предложена наиболее обоснованная, на тот момент времени, модель зонального расчленения. В частности, А.В. Парышевым доказано, что келловей на данной территории представлен только нижним подъярусом, в то время как другие авторы (Цитович, 1928; Макридин и др, 1972) указывали на присутствие здесь среднего и верхнего келловея. Результаты исследований А.В. Парышева во многом актуальны и сейчас, однако представляются весьма устаревшими, как в части палеонтологических определений, так и в стратиграфических выводах. Предложенное им (Парышев, 1969) деление келловея на зоны *Macroccephalites macrocephalus* и *Keplerites gowerianus* в настоящее время уже является архаичным, поскольку биостратиграфические шкалы келловея Европы и Европейской России кардинально изменились, как на уровне зон и подзон, так и за счет появления детальных инфразональных шкал. Это делает необходимым переизучение келловея Каневских дислокаций.

В 2011 и 2012 г. нами были изучены важнейшие опорные разрезы келловея Каневской юры (Киселев, Ипполитов, 2011; Гуляев, Ипполитов, 2013), описанные в литературе: в оврагах Маланчин Поток и Костянецкий Яр (г. Канев) и у с. Трактемиров (правый берег Днепра в районе «Каневского полуострова»).

Также были изучены коллекции К.М. Феофилактова, собранные им в районе г. Канев и д. Трактемиров с 1850-е по 1890-е г. (Киев, Национальный краеведческий музей).

Ниже дано описание важнейших разрезов, при этом в нумерации слоев указан номера слоя сводного разреза и индивидуального (в скобках) (рис. 2.1.9).

**Разрез Маланчин Поток** (юго-восточная окраина г. Канев) расположен в нижней части оврага Маланчин Поток и находится на расстоянии около 1 км от устья оврага (и, одновременно, правого берега Днепра). Разрез представлен пачкой глин нижнего келловея мощностью около 15 м, наклоненные к линии тальвега под углом 45 градусов.

#### **Нижний келловей, зона *Elatmae***

**Слой 1(1).** Глина алевритистая, неяснослоистая, плотная, буровато-серая, преимущественно однородная, иногда с примазками бурого цвета. В интервале 4,8-6,5 м

ниже кровли проходит горизонт, в котором часто встречаются длинные горизонтальные прослойки песка мелкозернистого, белесовато-серого. Крупные прослойки, мощностью 0,1-0,3 м, часто расщепляются на мелкие линзочки, переходящие в глину. Нижняя и средняя часть слоя сильно опесчанены и несколько светлее кровли. Аммониты встречаются по всему слою в виде полураздавленных ядер с остатками раковины и часто сконцентрированы в виде в виде детритовых линз. Среди них преобладают *Cadoceras (Paracadoceras) elatmae* (Nik.), *Pseudocadoceras (Costacadoceras) mundum* (Sas.), *Macrocephalites* ex gr. *verus* Buckm. (вблизи подошвы). Мощность около 15 м.

**Слой 2(2).** Глина алевритистая, неслоистая, плотная, буровато-серая, с однородной текстурой. В подошве проходит горизонт ожелезнения бурого цвета, плавно переходящий в нижележащий слой. Мощность около 0,5-0,6 м.

**Слой 3(3).** Глина темно-бурая, в подошве сильно ожелезненная. Кровля и подошва не резко отделены от соседних слоев. Мощность около 0,2 м.

**Слой 4(4).** Глина алевритистая, неяснослоистая, буровато-серая, с пятнистой текстурой. Пятна представлены вытянутыми лимонитовыми охристыми примазками, иногда ярко рыжими. В кровле залегает горизонт ожелезнения мощностью до 10 см. Мощность около 0,5-0,7 м.

**Разрез Костянецкий Яр** (северо-западная окраина г. Канев) расположен в левой боковой ветке верховьев оврага Костянецкий Яр. Разрез описан в ядре симметричной антиклинальной складки около 30 м шириной и 10 м высотой. В ядре слои не деформированы, но в крыльях наблюдаются внутренние карманообразные складки (шириной до 0,5 м) и взбросы с амплитудой до 2,5 м.

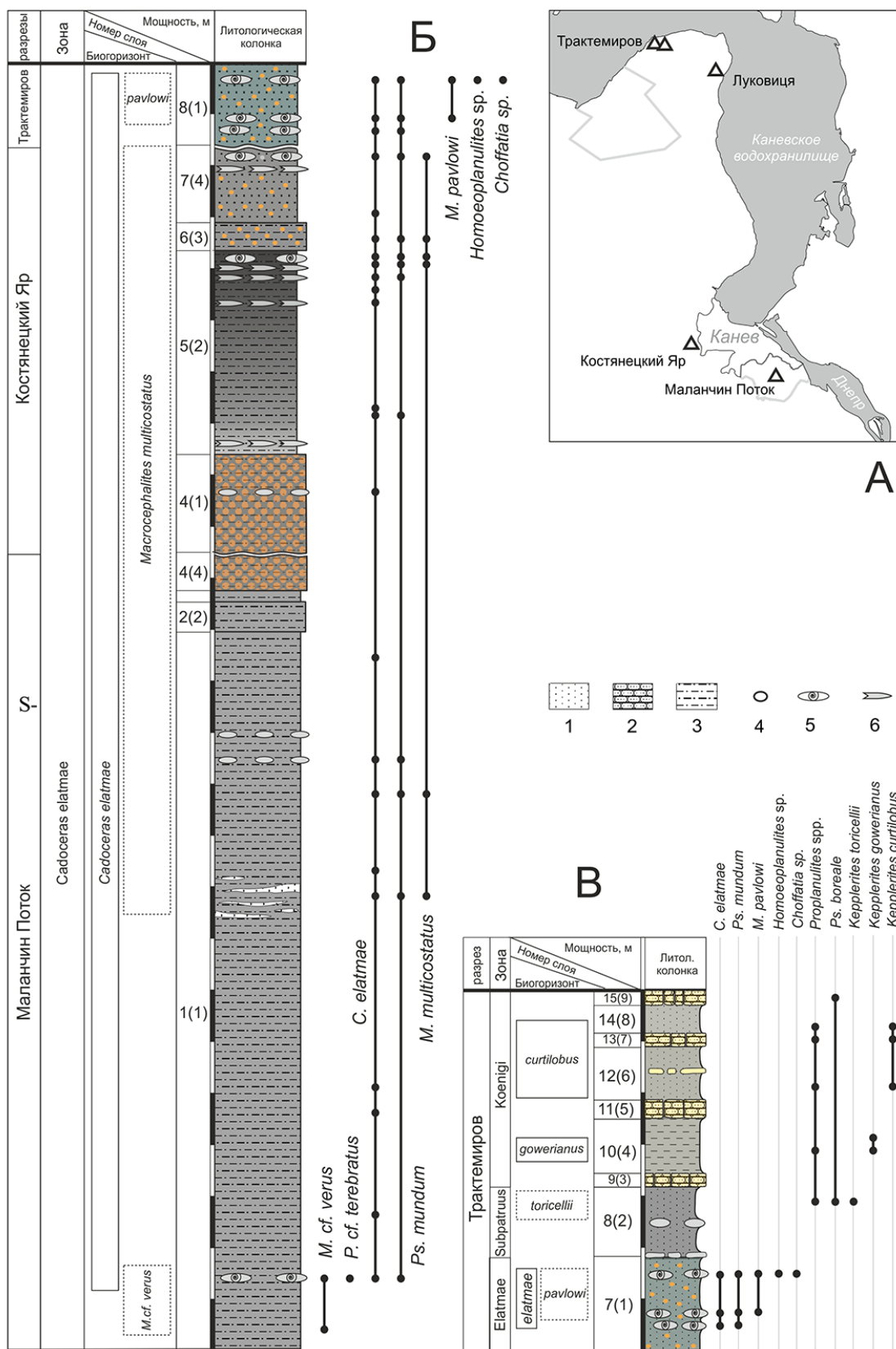
#### **Нижний келловей, зона *Elatmae***

**Слой 4(1).** Глина алеврито-песчанистая, неяснослоистая, плотная, буровато-серая, частыми примазками бурого или серого алевролита. По цвету и текстуре в слое выделяются два горизонта:

1а - нижний (мощностью 0,9 м) - глина серая или светло-серая с обильными белесоватыми примазками и линзочками ярко-охристой глины. В кровле проходит горизонт горизонт конкреций (5-15 см) серого алевролита с *C. (P.) elatmae* (Nik.).

1б - нижний (мощностью 0,9-1 м) - глина буровато-серая с частыми буровато-охристыми примазками. Этот горизонт является маркирующим горизонтом и соответствует слою 4 разреза Маланчин Поток.

Мощность выше осыпи около 2 м.



**Рис. 2.1.9.** Сводный разрез зоны нижнего келлового Каневских дислокаций, распределение в ней аммонитов и инфразональное расчленение. Литологические обозначения: 1. песок; 2 - песчаник; 3 - глина песчаная и алевролитовая; 4 - конкреционные горизонты, 5 - «детритовый» ракушняк; 6 - горизонты конденсированных белемнитов. Волнистым разрывом разделены составные части сводного разреза: нижняя часть относится к разрезу Маланчин Поток, средняя - Костянецкий Яр, верхняя - Трактимиров. Единица деления измерительной линейки 1м.

**Слой 5(2).** Глина алевроито-песчанистая, неотчетливо слоистая, плотная, темно-серая в нижней части и смолисто-черная в верхней, с однородной текстурой. Подошва плавно переходящий в нижележащий слой. Выше подошвы на уровнях 0,2 м, 3 м, 3,5 м, 3,8 м проходит 4 горизонта сконденсированных белемнитов. В кровле проходит уровень мягких стяжений с раковинным детритом и раковинами аммонитов. Аммониты чаще встречаются в верхней части слоя и представлены *C. (P.) elatmae* (Nik.), *Ps. (Cos.) mundum* (Sas.), *Macrocephalites multicoastatus* (Paryschev). Мощность около 4 м.

**Слой 6(3).** Глина сильно алевроитистая, биотурбированная, серовато-бурая, с пятнистой текстурой (сочетание мелких бурых и черных примазок). Аммониты: *C. (P.) elatmae* (Nik.), *Ps. (Cos.) mundum* (Sas.), *Macrocephalites multicoastatus* (Paryschev).. Мощность 0,5 м.

**Слой 7(4).** Песок мелкозернистый, сильно-алевроитистый, неяснослоистый, плотный, серовато-бурый с частыми охристыми примазками. В кровле залегает горизонт сконденсированных белемнитов и стяжений раковинного детрита с аммонитами, как и в предыдущем слое. Мощность 1,4 м.

**Разрез Трактемиров** (Монастырская горка) расположен на правом берегу Днепра у восточной окраины д. Трактемиров, в обрыве длиной около 300 м. Морской келловей залегает на континентальном бате и, вместе с ним, разорван двумя надвигами, вследствие чего образует два обнажения (западное и восточное), разделенные батскими и меловыми слоями на 200 м. Более полное строение келловей описано в восточном обнажении.

#### **Нижний келловей, зона *Elatmae***

**Слой 7(1).** Песок мелкозернистый, сильно-алевроитистый, неслоистый, рыхлый, серовато-зеленовато-бурый с частыми рыжеватыми примазками. В слое залегает три горизонта стяжений ракушнякового детрита с деформированными аммонитами, двустворками, серпулидами и небольшими белемнитами. Аммониты: *C. (P.) elatmae* (Nik.), *Ps. (Cos.) mundum* (Sas.), *M. pavlowi* Smorodina, *Proplanulites* spp., *Choffatia* sp. Видимая мощность 1,7 м.

**Слой 8(2).** Песок сильно-алевроитистый, неяснослоистый, крепкий, буровато-серый. В кровле порода обохрена. В подошве залегает горизонт лепешковидных конкреций песчанистого алевролита, светло-серого. В середине слоя проходит горизонт конкреций серо-бурого фосфатизированного неплотного алевролита, по краям переходящего в глину. Аммониты: *Kepplerites toricellii* (Opp.), *Toricellites* sp., *Proplanulites* spp., *Cadoceras* sp., *Pseudocadoceras* aff. *boreale* Buckman. Мощность около 1,2 м.

**Слой 9(3).** Песчаник мелкозернистый, переходящий в супесчаник, сильно карбонатный, крепкий, трещиноватый, серый на изломе, светло-охристый снаружи. В разрезе образует маркирующий горизонт. Мощность 0,2 м.

**Слой 10(4).** Глина алевролитистая, неслоистая, плотная, зеленовато-серая, сильно загипсованная по трещинам. Аммониты: *Keplerites gowerianus* (Sow.), *Toricellites* sp., *Proplanulites* spp. Мощность 1 м.

**Слой 11(5).** Песчаник мелкозернистый или супесчаник, крепкий, трещиноватый, светлый, желтовато-белесый на изломе. В разрезе образует маркирующий горизонт. Мощность 0,3 м.

**Слой 12(6).** Песок супесчаный уплотненный, переходящий в песчаник мелкозернистый или супесчаник, желтовато-белесый. В середине слоя проходит горизонт крупных (0,1x1 м) лепешковидных конкреций песчаника. Аммониты встречаются часто, в основном вблизи подошвы. Аммониты: *Keplerites* cf. *curtilobus* (Buckman), *Toricellites approximatus* Buckman, *Proplanulites* spp. Мощность 1 м.

**Слой 13(7).** Песчаник мелкозернистый или супесчаник, крепкий, трещиноватый, светлый, желтовато-белесый на изломе. В разрезе образует маркирующий горизонт. Аммониты: *Keplerites curtilobus* (Buckman), *Proplanulites* spp. Мощность 0,35 м.

**Слой 14(8).** Песок мелкозернистый, переходящий в песчаник, светло-охристый, с рыжими и серыми примазками. Аммониты встречаются редко, в основном вблизи подошвы. Аммониты: *Keplerites* sp. juv., *Proplanulites* spp. Мощность 0,4 м.

**Слой 15(9).** Песчаник мелкозернистый или супесчаник, крепкий, трещиноватый, светлый, желтовато-белесый на изломе. В разрезе образует маркирующий горизонт. Аммониты встречаются редко, найден *Ps. boreale* Buckman. Мощность 0,3 м.

Основные результаты исследования келлового Каневских дислокаций сводятся к следующему.

Келловейский ярус представлен только нижним подъярусом, что подтверждает выводы А.В. Парышева об отсутствии в районе изучения среднего и верхнего келлового. Совокупная мощность нижнего келлового, выявленная по трем разрезам, составляет около 30 м. Самая нижняя часть келлового находится в разрезе Маланчин Поток, средняя часть – в разрезе Костенецкий Яр, и верхняя – в разрезе Трактемиров.

Нижний келловей имеет трехчленное деление в объеме зон – *Cadoceras elatmae*, *Cadochamoussetia subpatruus* и *Proplanulites koenigi*. Зона *Elatmae* представлена глинами опесчаненными и алевролитами (в нижней и средней части) и песками алевролитистыми (в верхней), совокупной мощностью около 25 м. В полном объеме она соответствует зоне *Macrocephalites macrocephalus* А.В. Парышева. Перемена в наименовании связана с тем,

что, с одной стороны, название *Macrocephalites macrocephalus* для базальной зоны нижнего келловоя давно упразднено, и заменено на *Macrocephalites herveyi* в шкале Западной Европы (Callomon et al., 1988). С другой стороны, аммонитовый комплекс зоны представлен видами, характерными для зоны *Elatmae* Европейской России: *Cadoceras (Paracadoceras) elatmae* (Nikitin), *Pseudocadoceras (Costacadoceras) mundum* (Sasonov), *Macrocephalites cf. verus* Buckman, *M. multicostatus* (Paryschev)/*M. prosekensis* Gulyaev, *M. pavlowi* Smorodina. Кадоцератины составляют около 90% всех экземпляров аммонитов, что определяет бореальный характер аммонитового комплекса.

Зона *Elatmae* в изученных разрезах представлена только одним биогоризонтом основной шкалы - *Cadoceras elatmae*. Остальные биогоризонты зоны *Elatmae*, характерные для Европейской России, в пределах изученной толщи не выявлены. Ниже биогоризонта *elatmae* располагается толща глин с сидеритовыми конкрециями, не содержащая аммонитов и условно относимая к бату (Парышев, 1969; Парышев, Никитин, 1981). Выше расположены зоны *Subpatruus* и *Koenigi*. Таким образом, биогоризонт *elatmae* включает всю 25-метровую толщу, которая является весьма неоднородной, как в литологическом, так и палеонтологическом плане.

В сводном разрезе биогоризонт *elatmae* включает последовательность из 7 слоев (рис. 2.1.9), отличающихся, в основном, литологически и минералогически (что выражено в цвете), а также гранулометрически. В слоях выявлено, как минимум, три конкреционных горизонта и шесть горизонтов фаунистических скоплений, представленных битыми раковинами аммонитов и двустворок, среди которых, встречаются и относительно целые раковины. Также встречены прослой мелкораздробленного ракушняка («детрита»), и не менее пяти горизонтов конденсации ростров белемнитов. Подобное литологическое разнообразие в сочетании с большой мощностью мало характерно для биогоризонтов юры Европейской России и Европы, которые чаще всего представлены слоем монотонных пород небольшой мощности с одним-двумя конкреционными горизонтами. Например, самая большая мощность биогоризонта *elatmae* в Среднем Поволжье не превышает 12 м (Трофимовщина), а в среднем составляет 3-4 метра.

Не менее необычно распределение аммонитов внутри биогоризонта *elatmae*: наблюдается отчетливая смена видов макроцефалитин, которые образуют три сменяющихся по вертикали комплекса. В нижней части присутствуют *M. cf. verus* и *M. cf. terebratus*, в средней – *M. multicostatus*, и в самой верхней части - *M. pavlowi*. Вместе с последними впервые появляются псевдоперисфинктиды – пропланулитины и псевдоперисфинктины. Таким образом, наблюдается выраженная последовательность макроцефалитин, в которой по крайней мере два верхних звена, *M. multicostatus* и *M.*

*pavlowi*, составляют часть единой филогенетической линии эндемичных для Русской платформы макроцефалитин (Киселев, Рогов, 2007а и др.).

Подобное распространение макроцефалитов никогда не описывалось в разрезах биогоризонта *elatmae*. В Европейской России биогоризонт *elatmae* содержит лишь отдельные фрагменты макроцефалитин. Несомненно, биогоризонт *elatmae* в районе Каневских дислокаций представлен в наиболее полном объеме. На основе макроцефалитид может быть дополнительная (параллельная или альтернативная) разработана инфразональная шкала (см. ниже), детальность которой в районе Каневских дислокаций наиболее высока (табл. 2.1.3).

Несмотря на то, что в разрезах ниже биогоризонта *elatmae* более древние, охарактеризованные аммонитами, горизонты келловея не найдены, их локальное присутствие вполне возможно. Это подтверждается анализом коллекции Феофилактова, в которой обнаружены фрагменты аммонитов *Cadoceras (Paracadoceras) cf. frearsi* (Orb.) и *Keplerites ex gr. kepleri* (Opp.). Они происходят из неизвестного конкреционного горизонта оврага Костянецкий Яр. О присутствии прослоев крепкого песчаника в основании келловея в разрезе того же оврага упоминается и Парышевым (1969), без точного указания на их положение в разрезе. Таким образом, в настоящее время можно только предполагать присутствие биогоризонтов *kepleri* и *fearsi* в зоне Elatmae этого региона.

Выше зоны Elatmae располагаются зоны Subpatruus, Koenigi и Calloviense, представленные чередованием слоев глин, мергелей, песков и песчаников, мощностью от 4,5 до 8 м. Их описание дано Гуляевым и Ипполитовым (2013), поэтому здесь опускается.

Таблица 2.1.3. Зональное и инфразональное деление базального нижнего келловея Центральной Украины в районе Каневских дислокаций, принятое в данной работе.

подъярус	зона	биогоризонт (Европейская Россия и Центральная Украина)		Малачин Поток	Костянецкий Яр	Трактемиров	Гвигоровка	
		основная шкала	дополнительная шкала					
нижний келловей	Subpatruus	<i>Chamoussetia saratovensis</i>	<i>Keplerites toricellii</i>					
		<i>Cadochamoussetia subpatruus</i>	<i>Keplerites russiensis</i>					
		<i>Cadochamoussetia surensis</i>						
		<i>Cadochamoussetia tschernyschewi</i>		<i>M. pavlowi</i>				
	Elatmae	<i>Cadoceras elatmae</i>	<i>M. multicostatus</i>					
			<i>Macrocephalites verus</i>		?			
			<i>Cadoceras falsum</i>	<i>M. jacquoti</i>		?		
		<i>Cadoceras frearsi</i>	<i>K. kepleri</i>			?		
		<i>Cadoceras breve</i>						

### 2.1.3. Диагностика аммонитов верхнего бата – базального нижнего келловея

Дискуссионность большинства биостратиграфических шкал, разработанных за последнее время для пограничного интервала бата и келловея Европейской России, определяется многими причинами. Из них основная, на наш взгляд, связана с проблемой таксономической диагностики реперных аммонитов. Конкурирующие шкалы биогоризонтов для Европейской России, предложенные в работах Д.Б. Гуляева (1999; 2001, 2005) и В.В. Митта (Митта, 2000б; 2005; 2006; Mitta, 2005; Митта, Стародубцева, 1998) построены на основе реконструкций филогенетической последовательности в трех группах аммонитов: *Kepleritinae*, *Cadoceratinae* и *Macrocephalitinae*. Эволюция этих таксонов сопровождается небольшими количественными изменениями морфологических параметров раковины, большинство из которых выявляется статистически. Поэтому определение близкородственных видов одной филемы по единичным образцам чревато ошибкой. Объективная причина подобных ошибок связана с а) реальной минимальностью морфологических отличий у близких видов, б) наличием параллелизмов и в) возвратным развитием ряда диагностических признаков в разные интервалы времени (наблюдается у *Keplerites* (Callomon, 2004) и *Cadoceras*). Субъективная причина состоит в отсутствии учета филогенетического тренда при диагностике видов, и как следствие, определения видов по сильно изменчивым признакам.

В результате существующей номенклатурной путаницы возникло множество тупиковых ситуаций, нередко разными исследователями предлагаются два и более видовых названия для одного и того же инфразонального уровня. Пригодность того или иного названия представляется возможным оценить только после морфометрического анализа диагностических признаков филогенетического тренда всей филемы таксона.

#### *Keplerites*

При определении бат-келловейской границы диагностика видов рода *Keplerites* состоит в том, чтобы выяснить, относится ли данный экземпляр к *Keplerites kepleri* (Opp.) или нет. В этом случае таксономическая ошибка в определении автоматически приводит к стратиграфической на уровне подъяруса. Для разреза Просек предметом дискуссии является диагностика *Keplerites* из слоя 7. По первоначальной версии (Гуляев, Киселев, 1999а,б), которая принята и в данной работе, этот род представлен преимущественно *K. svalbardensis* Sok. et Bodyl. (около 150 экз.) и единичными экземплярами *K. rosenkrantzi* Spath (3 экземпляра). По мнению В.В.Митта (2000б) все изображенные экземпляры близки к *K. kepleri* (Opp.). Так, как *K. kepleri* (= *K. svalbardensis* в нашем понимании) В.В.Митта определяет экземпляр из коллекции



В.А.Щировского (Митта, 2000а, табл. 3, фиг. 1). Отличительным признаком данного вида В.В.Митта считает наличие выраженных бугорков в точке ветвления ребер на взрослых оборотах.

По мнению Дж. Калломона (Callomon, 2004) основным морфологическим трендом в филогенезе *Keplerites* s. str. является изменение плотности первичных ребер на конечном обороте. Даже при учете этой направленности разделение близких видов *Keplerites* представляет сложную задачу по причине возвратного хода морфологических изменений. Например, по Калломону, *K. tenuifasciculatus* Callomon из терминального верхнего бата морфологически близок базальным позднебатским кепплеритам группы *K. tychonis* Ravn. Поэтому разделить разные, даже филогенетически далекие виды, зачастую “под силу только тренированному глазу” (Callomon, 2004, с. 45).

Для решения рассматриваемых диагностических проблем нами проведено морфометрическое сравнение *Keplerites* из слоя 7 разреза Просек с экземплярами известных видов по признакам скульптуры: число первичных ребер на конечный оборот (пр) и реберное отношение (РО) – отношение числа вторичных ребер к первичным.

Корреляция признаков скульптуры позволяет построить морфологическое пространство для подрода *Keplerites* s. str. В нем каждый вид характеризуется своим признаковым полем, размер которых отражает диапазон изменчивости признаков скульптуры и, в определенной степени, число измеренных экземпляров. Наиболее достоверно представлена база данных по *K. kepleri* (18 экз., из них 10 экз. - топотипы) и *K. svalbardensis* (19 экз., из них 14 экз. - из разреза Просек, 5 экз. - топотипы). Остальные экземпляры являются, в основном, номенклатурными типами различных видов.

Анализ морфологического пространства *Keplerites* s. str. позволяет сделать следующие выводы:

1. Признаки скульптуры определенным образом скоррелированы: плотность скульптуры обратно пропорциональна степени ветвления ребер. Этот тип корреляции вообще свойствен аммонитам с тонкой скульптурой и встречается в разных семействах, например у кардиоцератид (Киселев, 1996а,б).

2. Морфологические отличия видов по признакам скульптуры представляют филогенетический тренд, как это указывал Дж. Калломон (Callomon, 2004). На протяжении бата - начала раннего келловея эволюция *Keplerites*, от группы *K. tychonis-fasciculatus* к группе *K. kepleri-traillensis*, происходит в направлении разрежения ребристости. В конце позднего бата происходит обратный процесс (только в Арктическом бассейне) – увеличение частоты ребер, что приводит к появлению видов *K. ingrahami* sensu Imlay и *K. tenuifasciculatus*.

3. Признаковые поля *K. keppleri* и *K. svalbardensis* находятся в разных областях морфологического пространства (рис. 2.1.10). Область перекрытия не превышает 25%. Большую часть признакового поля *K. keppleri* образуют топотипы из Германии, а *K. svalbardensis* – экземпляры из разреза Просек. Это означает, что идентификация последних как *K. keppleri* является ошибочной. Для *K. keppleri* средняя плотность скульптуры составляет 25-27 ребер, а у *K. svalbardensis* – 35-40. Изменчивость у обоих видов по частоте ребер довольно велика, поэтому редкорребристые *K. svalbardensis* напоминают часторребристых *K. keppleri* или *K. traillensis*. Это сходство усугубляется тем, что изменчивость по частоте ребер у *K. svalbardensis* сочетается с выраженностью бугорков в точке ветвления ребер: редкорребристые разновидности имеют более грубую скульптуру (Киселев, Рогов, 2007а, фототабл. I, фиг. 1).

Ошибка в определении может быть связана с изменчивостью третьего признака – выраженности скульптуры на внутренней поверхности раковины. У большинства видов *Kepplerites* хорошо выделяются две, относительно дискретные, разновидности: S-форма со сглаженной внутренней поверхностью, но ребристая снаружи (при этом ядро раковины выглядит сглаженным (ibid., фототабл. I, фиг. 2)) и R-форма с проявлением скульптуры на внутренней стороне (ядро всегда явно ребристое (ibid., фототабл. I, фиг. 1)). Обе формы неоднократно выделялись как самостоятельные виды в разных группах кепплеритин, например *K. (Gowericeras) curtilobus* (Buckman) и *K. (G.) crucifer* (Buckman). В случае с *K. svalbardensis* сглаженные S-формы сохраняют на ядре первичные ребра, но почти теряют скульптуру на вентральной стороне.

Сочетание изменчивости по разным признакам скульптуры образует 16 морфотипов *K. svalbardensis* (ibid., табл. 2).

4. Арктические *Kepplerites*, близкие к *K. keppleri* (*K. plenus* McLearn 1927, *K. gitinsi* McLearn 1927, *K. mcevoyi* McLearn 1928, *K. traillensis* Donovan 1953) морфологически расположены внутри признакового поля *K. keppleri*. Тем не менее, они занимают место только крайних, часторребристых вариаций этого вида (рис. 2.1.10). Эти виды не должны полностью отождествляться с *K. keppleri*, как это делается Дж. Калломоном (Callomon, 2001), и могут рассматриваться как подвид или самостоятельный вид. Среди них по старшинству приоритетным является *K. plenus*, и, соответственно, данная форма (вид или подвид), должна называться этим именем.

В верхнем бате Среднего Поволжья наблюдается определенная последовательность видов *Kepplerites*, в которой можно выделить, по меньшей мере, три звена.

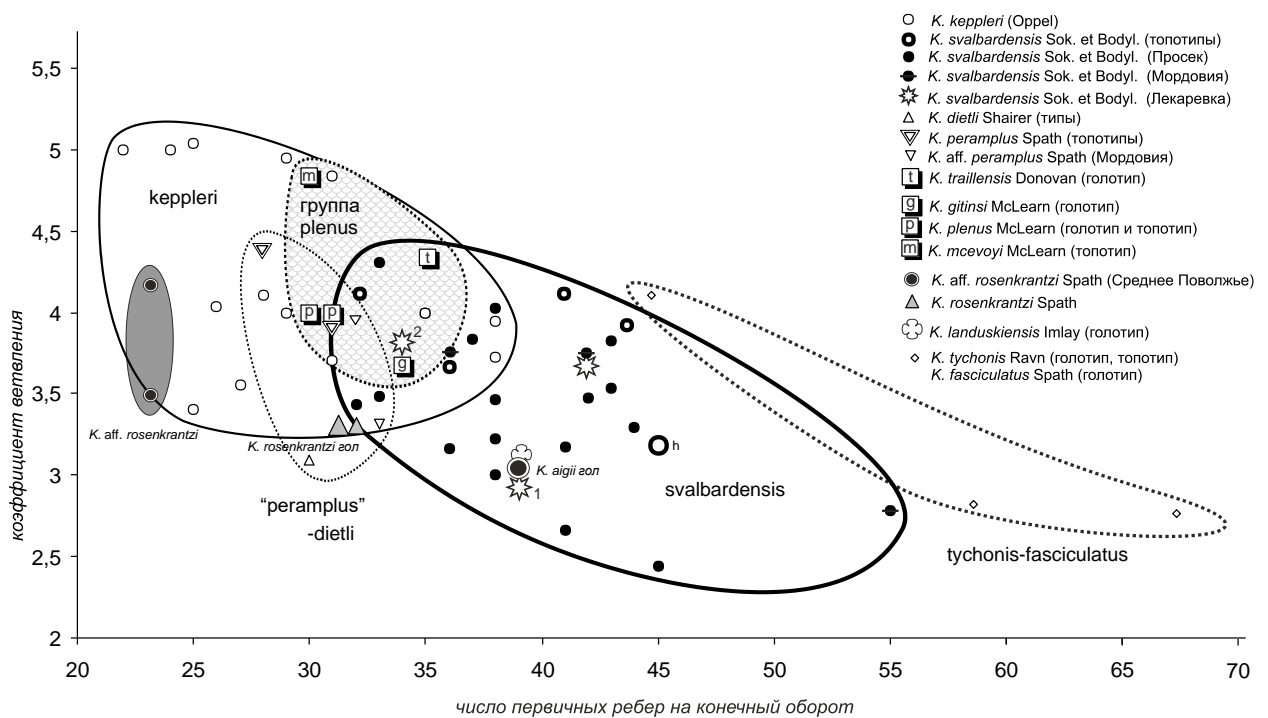
1. *Kepplerites* ex gr. *rosenkrantzi* Spath – самые ранние кепплериты, найденные в разрезе у п. Просек (слой 4) и разрезе 1 у д. Большая Пестровка. Морфотип

характеризуется грубой и редкой скульптурой на большей части оборотов вплоть до конечной жилой камеры. Подобный морфотип лишь отчасти соответствует типовым экземплярам *K. rosenkrantzi* Spath, в первую очередь для средних оборотов (паратип: Spath, 1932, pl. 19., f. 3), и совсем не соответствует голотипу (Spath, 1932, pl. 26, f. 1). Эта форма занимает крайнее положение среди батских кепплеритов по степени разреженности ребер (23-24 ребер на конечный оборот), в то время, как типичные экземпляры характеризуются более плотной скульптурой (31-33 ребра). Не исключено, что данный вид является новым, однако его морфологическая близость к *K. rosenkrantzi* и положение в разрезах ниже слоев с типичными *K. svalbardensis* позволяет считать его примерно изохронным викарирующим аналогом *K. rosenkrantzi*. Последний, в разрезах Среднего Поволжья имеет более широкое вертикальное распространение, чем в Восточной Гренландии. Например, в разрезе у с. Просек этот вид встречается в слое 7 совместно с *K. svalbardensis*, но в следовых количествах.

Рассматриваемая форма обнаружена только в пределах Среднего Поволжья.

2. *Keplerites svalbardensis* Sokolov et Bodylevsky. Данный вид имеет наиболее широкое распространение в Среднем Поволжье (разрезы Просек, Лекаревка, Б. Пестровка), а также в арктических регионах (Восточная Гренландия, Шпицберген). Вид характеризуется достаточно плотной скульптурой (норма составляет 39-41 ребер на конечный оборот) и достаточно широкой изменчивостью по этим признакам скульптуры (Киселев, Рогов, 2007а,б). Редкорребристые вариации могут определяться различными авторами под иными видовыми названиями. В частности, экземпляры *K. aff. peramplus* Spath из разреза Алатырь II (Митта, 2004б) следует рассматривать как редкорребристые вариации *K. svalbardensis*. То же самое относится и к образцам из разреза Лекаревка (изображены в Митта, 2000; 2004б), определяемым как *K. traillensis* (это название неудобно и по той причине, что вид *K. traillensis* Donovan 1953 является младшим синонимом *K. plenus* McLearn 1927). Морфологически эти экземпляры расположены в поле изменчивости *K. svalbardensis* (рис. 2.1.10).

В разрезах Среднего Поволжья *K. svalbardensis* приурочен в крупным конкрециям, переполненными аммонитами хорошей сохранности с беспорядочной ориентировкой. В аммонитовом комплексе на 80-95 % преобладают кепплериты над кадоцератинами. Такие конкреции встречаются в единственном интервале разреза и, вероятно, характеризуют определенное седиментационное событие, отражающее специфический этап развития морского бассейна. В связи с этим, горизонт конкреций с *K. svalbardensis* является хорошим стратиграфическим маркером для внутрирегиональной корреляции.



**Рис. 2.1.10.** Распределение видов *Kepplerites* из пограничного бат-келловейского интервала в морфологическом пространстве по признакам скульптуры на конечной жилой камере (из Киселев, Рогов, 2007б). Морфологические границы групп видов очерчены собственной линией. Номенклатурные типы показаны более крупными символами (из [Киселев, Рогов, 2007а,б]).

3. *Kepplerites vardekloeftensis* Callomon. Встречен только в мордовских разрезах (Б.Пестровка-2 и Алатырь II) выше конкреций с *K. svalbardensis*. Вид *K. vardekloeftensis* (голотип: Spath, 1932, pl. 25., f. 1) характеризуется тонкой, сглаженной скульптурой и небольшим диаметром конечной жилой камеры.

Существование самостоятельного горизонта с *K. traillensis* Donovan (= *K. planus* McLearn), выделенного В.В.Митта (2004а,б) в основании келловя, достаточно дискуссионно. Типовой разрез фаунистического горизонта *traillensis* находится у д. Лекаревка. Образцы *Kepplerites* из этого разреза, опубликованные в работах В.В.Митта, в большей степени сходны по ведущим морфологическим признакам с *K. svalbardensis* (рис. 2.1.10). В том же морфологическом ареале находятся образцы *K. svalbardensis*, найденные нами в данном разрезе (см. выше).

Таким образом, выявленная последовательность *Kepplerites* позволяет разработать кепплеритовую инфразональную шкалу, параллельную шкале, разработанную по кадоцератам.

### *Cadoceras*

Филетическая линия *Cadoceras* (*Catacadoceras*)-*C.*(*Paracadoceras*) в разрезах верхнего бата - базального нижнего келловя Среднего Поволжья представлена последовательностью из четырех видов.

1. *Cadoceras (Catacadoceras) nageli* (Mitta). Один из ранних видов *Catacadoceras*, имеющий выраженную скульптуру на конечной жилой камере. По этому признаку он весьма близок к *C. barnstoni* Meek, включая все его морфы (см. описание вида). В Восточной Гренландии последний отмечается в подзоне *Variabile*, в фаунистическом горизонте *21 rosenkrantzi*, и для вышерасположенной зоны *Calyx* является мало характерным (Callomon, 1993). В разрезах Среднего Поволжья *C. nageli* встречен лишь в Мордовии (Алатырь I, II, Большая Пестровка-2). Вместе с ним описан вид *C. efimovi* (Mitta), который также относится к вышеупомянутой группе ранних *Catacadoceras*.

2. *Cadoceras (Catacadoceras) infimum* Gulyaev et Kiselev. Этот вид макроконховых кадоцератин был первым описан из верхнего бата Среднего Поволжья, в разрезе у п. Просек. Впоследствии экземпляры данного вида были найдены в алатырских разрезах В.В.Митта (Mitta, 2005), но отнесены им к новому виду *Paracadoceras keuppi* Mitta. Образцы из разрезов Алатырь I и II имеют тот же морфотип конечной жилой камеры, что и у *C. infimum* из разреза Просек (табл. 1, фиг. 3): она покрыта скульптурой, из которой наиболее выражены лишь первичные ребра. Вторичные ребра сглажены, что отличает этот вид от *C. nageli*. Данный вид ассоциирован с *K. svalbardensis* как в разрезе Просек, так и в разрезе Алатырь II.

3. *Cadoceras (Paracadoceras) bodylevskyi* Frebold. Для данного вида, впервые описанного из Арктической Канады, характерен достаточно специфический набор признаков конечной жилой камеры: высокая инволютность, низкое число умбиликальных бугорков и выраженное возобновление скульптуры вблизи конечного устьевого края. В разрезах Среднего Поволжья этот вид был впервые отмечен в разрезе у д. Лекаревка (Митта, 2000б и др.) вместе с «*K. ex gr. svalbardensis*» (по нашему мнению ошибочно, см. гл. 2.1.1). Позднее (Киселев, Рогов, 2007а), рассматриваемый вид был обнаружен в разрезе Просек, в кровле верхнего бата. Экземпляры, найденные в слое 10 разреза Просек, имеют плохую сохранность, поэтому для них не удастся провести измерения. Между тем, экземпляры с конечной жилой камерой (табл. 24, фиг. 1, 2) сохраняют важнейший признак данного вида: возобновление ребристости на вентральной стороне перед конечным устьем. Этот признак хорошо виден у голотипа (Frebold, 1964, pl. 17, фиг. 1). Он отмечается также у других видов *Cadoceras (Catacadoceras)*, таких как *C. (Cat.) catostoma* Pompeckj sensu Imlay (Imlay, 1953, pl. 34, f. 1-14) (= *C. (Cat.) imlayi* sp. nov.) и *C. (Cat.) sakharovi* Mitta (голотип: Митта, 2011, таб. 5, фиг. 1). Предполагается, что эти виды являются близкими и примерно изохронными. К сожалению, из-за особенностей сохранности материала, экземпляры из разреза Просек не могут быть с полной определенностью отнесены к тем или иным упомянутым видам и, в равной степени имеют

морфологическое сходство со всеми ними. Поэтому, как упоминалось выше, в данной работе эти формы относятся к *C. bodylevskyi* условно.

Точное стратиграфическое положение слоев, где найдена типовая серия вида, является неопределенным (формация Сэвик, нижние кадоцерасовые слои). Южноаляскинские образцы «*C. catostoma*» ассоциированы в разрезах формации Чинитна и Шелихова с первыми нижнекелловейскими *C. (Paracadoceras)* или встречаются чуть ниже (Imlay, 1975). Близкий вид *C. sakharovi* на Северном Кавказе характеризует терминальный горизонт верхнего бата (Митта, 2011). В разрезе Просек *C. 'bodylevskyi'* встречается ниже появления первых *Macrocephalites*, что позволяет отложения с данным видом относить к верхнему бату.

Аммонитовый комплекс биогоризонта *C. 'bodylevskyi'* в разрезе Просек представлен почти исключительно кадоцератинами. Кепплериты встречаются очень редко (5-10%). В разрезе у д. Лекаревка это соотношение отличается в обратную сторону (Митта, 2000а), что характерно для более низких горизонтов верхнего бата (зона Calyx, биогоризонт *infimum*). Вероятно, биогоризонт *bodylevskyi* в данном разрезе отсутствует.

4. *Cadoceras (Paracadoceras) breve* Blake. Этот вид установлен в Среднем Поволжье, в разрезе у п. Просек (номенклатура и стратиграфическое положение данного вида подробно обсуждается в [Киселев, Рогов, 2007а]). Характерной особенностью взрослых оборотов и конечной жилой камеры этого вида является наличие длинных, косых приумбиликальных ребер, которые не окончательно оформились в бугорки (буллы). Этот признак виден как у голотипа, так и у образцов из разреза Просек. Конечная жилая камера на вентральной стороне гладкая до конечного устья, что отличает ее, наряду с более широким пупком и специфическими особенностями скульптуры, от близкого вида *C. bodylevskyi* Frebald. На этом основании в синонимику вида *C. breve* помещены все экземпляры из Юкона, которые рассматривались Пултоном как *C. bodylevskyi* (Poulton, 1987, pl. 28). Экземпляр из работы Пултона с конечной жилой камерой (Киселев, Рогов, 2007б, фототабл. 4, фиг. 5) обладает всеми вышеописанными признаками и близок к образцам из Просека (*ibid.*, фототабл. 4, фиг. 1).

В разрезе Просек *C. breve* появляется совместно с первыми *Macrocephalites jacquoti*, что зафиксировано также в бассейне р. Печоры (Гуляев, 2007). Несмотря на то, что *M. jacquoti* появляется в верхнем бате типовой местности (Южная Германия), за пределами Германии (Англия, Франция) он характеризует базальный интервал нижнего келловея, эквивалентного биогоризонту *keppleri* (Thierry et al., 1997). Поэтому слои с данным видом должны быть отнесены к келловею. Рассматриваемый вид, следовательно, можно считать одним из маркеров базальной границы келловея.

## 2.1.4. Стратиграфические подразделения и корреляция бата - базального нижнего келловея европейской части России

Предлагаемая ниже биостратиграфическая шкала бата и базального нижнего келловея разработана, в основном, по разрезам Поволжья и бассейна р. Печоры и может рассматриваться как региональная стандартная шкала Европейской России. Она основана на синтезе предшествующих стратиграфических шкал, измененных с учетом вышерассмотренных данных. Инфразональные шкалы построены по последовательности наиболее стабильных инфразональных уровней. Шкала батского яруса состоит из 5 зон и 9 биогоризонтов (рис. 2.1.11), а базальный нижний келловей представлен зоной Elatmae в объеме 4 биогоризонтов.

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

Рис. 2.1.11. Зональная и инфразональная шкала бата Европейской России и ее корреляция со стандартной шкалой бата Западной Европы (Германия). ИУ - инфразональные уровни.

**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 Pseudocosmocerotinae, в данной работе заимствуется более простая версия инфразонального деления зоны Besnosovi (по Mitta et al., 2014) в объеме двух биогоризонтов - *Oraniceras mojarowskii* и *Oraniceras besnosovi*. Верхний из них, биогоризонт *besnosovi*, выделенный в Поволжье, приблизительно эквивалентен двум верхним биогоризонтам арктической зоны Greenlandicus - *Arctocephalites greenlandicus* и *Arctocephalites freboldi*. Последние также включены в региональную шкалу как альтернативные биогоризонты. На данный момент они устанавливаются провизорно по находкам видов-индексов, найденных ex situ,

(биогоризонт *greenlandicus* - бассейне р. Ижмы, а биогоризонт *freboldi* - в бассейне р. Ижмы и Сокурском разрезе) поэтому на схемах обозначены пунктиром. Описание этих подразделений в данной работе опускается.

В зоне *Ishmae* устанавливается только один биогоризонт *Arcticoceras ishmae ishmae*, эквивалентный биогоризонтам *Arcticoceras ishmae*  $\alpha$  и  $\beta$  Восточной Гренландии (рис. 2.7.1). 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).

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 Callomon*, 1959; *Calyx Callomon*, 1972 и *Apertum Callomon*, 1975, замещающие ранее выделенные зоны *Infimum Gulyaev et Kiselev*, 1999; *Keuppi Mitta*, 2005; *Barnstoni Poulton*, 1987 sensu *Gulyaev*, 2011 и "зону без названия" (Mitta, 2005; Киселев, Рогов, 2007а). Поскольку большинство аммонитов верхнего бата Поволжья представлено теми же видами, что и в Восточной Гренландии, то установление восточно-гренландских зон в данном регионе правомерно. Это решение приводит к сохранению исторического приоритета биостратонов, выделенных первыми, увеличения корреляционных возможностей биостратиграфической шкалы и отражению в шкале палеобиогеографической информации. В данном случае 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 биогоризонты *Cadoceras nageli* Mitta, 2005 - *Cadoceras infimum* Gulyaev et Kiselev, 1999 - *Cadoceras calyx calyx* nov. - *Cadoceras apertum* Callomon, 1993 emend Mitta, 2005 - *Cadoceras 'bodylevskyi'* Kiselev & Rogov, 2007. Первые три биогоризонта более надежно выделяются и прослеживаются в разрезах и являются основой инфразонального деления верхнего бата. Верхние



биогоризонты, *apertum* и '*bodylevskiy*', составляющие зону *Apertum*, включены в шкалу верхнего бата провизорно. Их последовательность до конца не выяснена в разрезах, установлена по косвенным данным, поэтому на схемах они обозначены пунктиром.

3. Альтернативная инфразональная последовательность верхнего бата разработана только для зон *Variabile* и *Calyx* по трем видам *Kepplerites*, из которых два являются индексами биогоризонтов тех же зон в инфразональной шкале Восточной Гренландии. К ним относятся биогоризонты *Kepplerites rosenkrantzi* Callomon, 1993; *Kepplerites svalbardensis* Kiselev et Rogov, 2007; *Kepplerites vardekloeftensis* Callomon, 1993. Эти биогоризонты могут быть использованы для более надежной межрегиональной корреляции, в первую очередь с инфразональной шкалой верхнего бата Восточной Гренландии, Арктической Канады и Германии. Альтернативные биогоризонты по кепплеритам для зоны *Apertum* в данной работе не выделены.

**Граница бата и келловея** устанавливается выше биогоризонта '*bodylevskiy*' в подошве биогоризонта *breve* (по [Киселев, Рогов, 2007а,б]) по появлению *Macrocephalites jacquoti* Douv. (= *Eckhardites*, по [Митта, 2000б; 2009б]). 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. Чаще наблюдается другая ситуация, когда экземпляры, первоначально определенные как *Kepplerites keppleri*, впоследствии относятся к другим видам. Примером могут служить экземпляры из разреза Хвадукассы (Митта, 2000б, табл. 60, фиг. 1-3), отнесенные немецкими коллегами (Mönnig, Dietl, 2017) к *K. radiatus* Sakharov et Lominadze.

По этой причине для определения бат-келловейской границы приходится использовать другие маркеры, в частности *Macrocephalites jacquoti*. Этот вид определяет базальный нижний келловей в инфразональных шкалах Англии и Франции, в которых выделен биогоризонт *jacquoti*, 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 келловею. На этом основании биогоризонт '*bodylevskiy*' 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 келловея. Поэтому за пределами Германии, где *M. jacquoti* появился впервые, он может использоваться для определения bt/cl - границы.

Определения *M. jacquoti* в Европейской России принимаются не всеми специалистами. Так, Митта все экземпляры, отнесенные к этому виду в работах Гуляева, Киселева и Рогова, относит к роду *Eckhardites*, который, по его мнению, вообще не принадлежит к семейству макроцефалитид (Митта, 2000б; 2009б). Не вдаваясь в обсуждение этой проблемы, разобранный в нескольких статьях (Киселев, Рогов, 2007а; Гуляев, Рогов, 2009; Гуляев, 2015в), отметим, что альтернативный подход незначительно влияет на решение обсуждаемой стратиграфической проблемы. По данным Митта первые представители рода *Eckhardites* встречаются в биогоризонте *keppleri*, поэтому также могут быть пригодны в качестве маркера bt/cl - границы. В связи с этим становится очевидным, что биогоризонт *breve* (выделяемый в разрезе Просек) должен относиться к келловею, а не к бату, несмотря на то, что его корреляция в разных регионах неоднозначна. В частности, биогоризонт *breve* Европейской России рассматривается здесь как эквивалент фаунистического горизонта 28 Восточной Гренландии (*Cadoceras* cf./aff. *breve*), расположенного в кровле зоны Apertum. Этот же горизонт соотносится с кровлей верхнего бата Германии (биогоризонт *arisphinctoides*) Мённигом и Дитлем (Mönnig, Dietl, 2017) по кепплеритам. Если позиция немецких специалистов верна, то возможны два варианта ее объяснения:

1) биогоризонты *breve* и cf./aff. *breve* не эквивалентны, из них первый относится к келловею, второй к бату;

2) среднерусский биогоризонт *breve* эквивалентен только верхней части гренландского биогоризонта cf./aff. *breve*. При этом bt/cl - граница проходит внутри последнего и выражается сменой видов *Kepplerites radiatus* - *K. keppleri*, а в Европейской России - массовым появлением *M. jacquoti* (или *Eckhardites*). В таком случае кровля биогоризонта 'bodylevskiy', где встречаются *Kepplerites* cf. *radiatus*, частично соответствует нижней части биогоризонта cf./aff. *breve*.

В данной работе для проведения корреляции хоть и используется второй вариант, но он может быть проверен только новыми полевыми наблюдениями. Так, в стратотипе зоны Apertum (Fossilbjerget SW 43, Callomon, 2003, fig. 2, слева), содержащем описанный Калломоном комплекс аммонитов, биогоризонт cf./aff. *breve* должен включать не только

конкреционный горизонт слоя 16 но и часть вышележащего слоя 17, в котором, предположительно, сохраняется только вид-индекс. То же самое можно допустить и в отношении других разрезов, например Fossilbjerget S 42, слои 22-23 (ibid. fig. 2, справа), Olympen S-1 62 (стратотип биогоризонта cf./aff. *breve*).

Инфразональное деление **базального нижнего келловя** (зоны Elatmae), принципиально не отличается от предложенного ранее (Киселев, Рогов, 2007а,б) и представлено последовательностью из 4 биогоризонтов, выделенных по кадоцератинам: *Cadoceras breve* (Callomon, 1984) emend (Gulyaev, 2002); *Cadoceras frearsi* (Gulyaev, 2005); *Cadoceras falsum* Mitta, 1998 (= *Cadoceras quenstedti* Callomon et al., 1989 sensu [Киселев, Рогов, 2007а,б]); *Cadoceras elatmae* Gulyaev et Kiselev, 1999. Изменена только номенклатура биогоризонта *quenstedti*, название которого заменено на *falsum*. Это связано, с одной стороны, с тем, что голотип *Cadoceras quenstedti* (Spath, 1932, с. 59), как недавно было установлено (Mitta et al., 2015), относится к роду *Bullatimorphites*. С другой стороны, изучение морфогенеза среднерусских *Cadoceras*, происходящих из этого биогоризонта, подтвердило ранее изложенное мнение В.В. Митта (2000б), что часть из них действительно относятся к *Cadoceras falsum* Voronetz (см. описание вида).

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* (табл. 26, фиг. 5) и *C. breve*. Оба вида найдены совместно с первыми *M. jacquoti* (Киселев, Рогов, 2007а, фототабл. II, фиг. 3-6), что также указывает на то, что зона Nordenskjöldi в схеме корреляции может находиться значительно ниже, чем это принималось ранее - в подошве базального нижнего келловя. В предыдущих работах (Киселев, Рогов, 2007а,б) этот факт не был учтен и зона Nordenskjöldi ошибочно (следуя "традиции") сопоставлялась с более высокими интервалами нижнего келловя (зоной Subpatruus). Предполагался и другой вариант корреляции (принятый здесь), но при условии появления доказательств батского возраста зоны Apertum.

Корреляция биогоризонтов нижней части зоны Elatmae (*breve*, *frearsi*, *falsum*, *elatmae*) с инфразональными подразделениями подзон *Keppleri* и *Terebratus* Германии (*keppleri*, *quenstedtiforme*, *suevicum*, *wutachense*) (Callomon et al., 1989; Mitta et al., 2015; Mönnig, Dietl, 2017) может производиться прямо только по *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 Коепігі) коррелируются исключительно по положению.

Описание подразделений предлагаемой шкалы см. в специальном разделе (гл. 2.7).

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

## Глава 2.2. Келловей-нижний оксфорд Европейской России

### 2.2.1. Введение

Изучение келловейских и нижнеоксфордских отложений Европейской России за последнее время характеризуется переходом на более детальный уровень расчленения и создание новых стратиграфических шкал на уровне зон, подзон и биогоризонтов. В результате исследования классических и новых разрезов, преимущественно в Центральной России и Респ. Коми, предложены новые варианты стратиграфического деления для нижнего келловей (Митта, Стародубцева, 1998; Митта, 2000б; Гуляев, 1999; 2001; 2005; 2015; Gulyaev et al., 2002; Киселев, Рогов, 2007а,б), среднего-верхнего келловей и нижнего оксфорда (Киселев, 1999; 2001а; 2006; Киселев и др., 2003; Митта, 2003; Киселев, Меледина, 2004; Киселев, Рогов, 2005; Kiselev et al, 2013; Kiselev, Rogov, 2018).

#### Нижний келловей

После выхода пионерных работ, посвященных инфразональной биостратиграфии нижнего келловей Англии (Callomon et al., 1988; Page, 1988; 1989) началась разработка инфразональных шкал нижнего келловей в Германии и Европейской России, в основном, по близким последовательностям видов аммоидей (в первую очередь космоцератид и кардиоцератид). В результате в разных регионах были предложено несколько вариантов, по сущности, аналогичных шкал, отличающихся в большей степени номенклатурой выделенных или установленных биостратонов. Детальность и номенклатура биостратонов английской шкалы в настоящее время полностью стабилизированы, а германской и российской близки к завершению, но до сих пор неустойчивы. Зональное деление нижнего келловей во всех моделях одинаково, за исключением частных номенклатурных отличий. Нижний келловей Европейской России делится на 4 зоны - *Elatmae*, *Subpatruus* (подзона, по [Митта, 2000б]), *Koenigi* (=Gowerianus, согласно Митта [ibid.]) и *Calloviense*. Инфразональное деление этих зон не совпадает разных моделях (в, основном, В.В. Митта и Д.Б. Гуляева), что обусловлено различным подходом к систематике одних и тех же аммонитов и, в меньшей степени, разницей результатов, полученных при изучении разрезов (рис. 2.2.1).

Зона *Elatmae* Nikitin, 1881 - провинциальная среднерусская зона базального нижнего келловей. Она рассматривается в разных работах неодинаково по объему (как на уровне подзон, так и биогоризонтов), и различается у разных авторов положением нижней и верхней границы, и номенклатурой биогоризонтов. В первой инфразональной модели она устанавливалась в минимальном объеме, включая 4 биостратона (слои с фауной и 3

биогоризонта) (Митта, Стародубцева, 1998). Затем Гуляев (1999) расширил объем зоны, поместив в нее биогоризонты подзоны Subpatruus, которая в шкале Митта размещалась в зоне Gowerianus. Позднее, такая трактовка зоны Elatmae использовалась Митта в новой версии шкалы нижнего келловея, при этом зона включает уже две подзоны (Elatmae и Subpatruus) и 10 биогоризонтов. В инфразональную шкалу было добавлено два инфразональных биостратона ниже биогоризонта *kepleri*, выделенных в разрезе Лекаревка-Языково (*bodylevskiy* и *nordenskjoldi*), которые относятся не к келловею, а к середине верхнего бата (обсуждение см. в гл. 2.1.1).

Митта, Стародубцева, 1998; Митта, 1999	Гуляев, 1999	Митта, 20006, Митта, 2005	Киселев, 2001	Гуляев, 2005, 2015	Киселев, 2005; Киселев, Rogov, 2018	настоящая работа																																																																																																																																																																																																																																														
<table border="1"> <tr><td>Calloviense</td><td>"S. enodatium γ"</td></tr> <tr><td>Enodatium</td><td>S. enodatium</td></tr> <tr><td>Enodatium</td><td>S. pagei</td></tr> <tr><td>Enodatium</td><td>S. micans</td></tr> <tr><td>Enodatium</td><td>S. calloviense</td></tr> <tr><td>Gowerianus</td><td>K. galliae</td></tr> <tr><td>Gowerianus</td><td>спои с K. curtiiobus et spp.</td></tr> <tr><td>Gowerianus</td><td>K. gowerianus</td></tr> <tr><td>Gowerianus</td><td>Ch. saratovense</td></tr> <tr><td>Subpatruus</td><td>Cd. subpatruus</td></tr> <tr><td>Subpatruus</td><td>Cd. surensis</td></tr> <tr><td>Subpatruus</td><td>C. stupachenkoi</td></tr> <tr><td>Elatmae</td><td>C. tschernyschewi</td></tr> <tr><td>Elatmae</td><td>спои с C. elatmae</td></tr> <tr><td>Elatmae</td><td>C. falsum</td></tr> <tr><td>Elatmae</td><td>K. kepleri</td></tr> </table>	Calloviense	"S. enodatium γ"	Enodatium	S. enodatium	Enodatium	S. pagei	Enodatium	S. micans	Enodatium	S. calloviense	Gowerianus	K. galliae	Gowerianus	спои с K. curtiiobus et spp.	Gowerianus	K. gowerianus	Gowerianus	Ch. saratovense	Subpatruus	Cd. subpatruus	Subpatruus	Cd. surensis	Subpatruus	C. stupachenkoi	Elatmae	C. tschernyschewi	Elatmae	спои с C. elatmae	Elatmae	C. falsum	Elatmae	K. kepleri	<table border="1"> <tr><td>Calloviense</td><td>S. calloviense</td></tr> <tr><td>Koenigi</td><td>K. trichophorus</td></tr> <tr><td>Koenigi</td><td>K. curtiiobus</td></tr> <tr><td>Koenigi</td><td>K. cf. densicostatus</td></tr> <tr><td>Subpatruus</td><td>Ch. saratovensis</td></tr> <tr><td>Subpatruus</td><td>C. subpatruum</td></tr> <tr><td>Subpatruus</td><td>C. surense</td></tr> <tr><td>Elatmae</td><td>C. tschernyschewi</td></tr> <tr><td>Elatmae</td><td>C. elatmae</td></tr> <tr><td>Elatmae</td><td>C. falsum</td></tr> <tr><td>Elatmae</td><td>K. kepleri</td></tr> <tr><td>Elatmae</td><td>C. bodylevskiy</td></tr> <tr><td>Elatmae</td><td>C. nordenskjoldi</td></tr> </table>	Calloviense	S. calloviense	Koenigi	K. trichophorus	Koenigi	K. curtiiobus	Koenigi	K. cf. densicostatus	Subpatruus	Ch. saratovensis	Subpatruus	C. subpatruum	Subpatruus	C. surense	Elatmae	C. tschernyschewi	Elatmae	C. elatmae	Elatmae	C. falsum	Elatmae	K. kepleri	Elatmae	C. bodylevskiy	Elatmae	C. nordenskjoldi	<table border="1"> <tr><td>Enodatium</td><td>"S. enodatium γ"</td></tr> <tr><td>Enodatium</td><td>S. enodatium</td></tr> <tr><td>Enodatium</td><td>S. pagei</td></tr> <tr><td>Enodatium</td><td>S. micans</td></tr> <tr><td>Enodatium</td><td>S. calloviense</td></tr> <tr><td>Gowerianus</td><td>K. galliae</td></tr> <tr><td>Gowerianus</td><td>K. indigestus</td></tr> <tr><td>Gowerianus</td><td>K. curtiiobus</td></tr> <tr><td>Gowerianus</td><td>K. gowerianus</td></tr> <tr><td>Subpatruus</td><td>Ch. stuckenbergii</td></tr> <tr><td>Subpatruus</td><td>Cd. subpatruus</td></tr> <tr><td>Subpatruus</td><td>Cd. surensis</td></tr> <tr><td>Subpatruus</td><td>C. stupachenkoi</td></tr> <tr><td>Elatmae</td><td>C. tschernyschewi</td></tr> <tr><td>Elatmae</td><td>C. elatmae</td></tr> <tr><td>Elatmae</td><td>C. falsum</td></tr> <tr><td>Elatmae</td><td>K. kepleri</td></tr> <tr><td>Elatmae</td><td>C. bodylevskiy</td></tr> <tr><td>Elatmae</td><td>C. nordenskjoldi</td></tr> </table>	Enodatium	"S. enodatium γ"	Enodatium	S. enodatium	Enodatium	S. pagei	Enodatium	S. micans	Enodatium	S. calloviense	Gowerianus	K. galliae	Gowerianus	K. indigestus	Gowerianus	K. curtiiobus	Gowerianus	K. gowerianus	Subpatruus	Ch. stuckenbergii	Subpatruus	Cd. subpatruus	Subpatruus	Cd. surensis	Subpatruus	C. stupachenkoi	Elatmae	C. tschernyschewi	Elatmae	C. elatmae	Elatmae	C. falsum	Elatmae	K. kepleri	Elatmae	C. bodylevskiy	Elatmae	C. nordenskjoldi	<table border="1"> <tr><td>Enodatium</td><td>Cat. enodatium aeeta</td></tr> <tr><td>Enodatium</td><td>Cat. enodatium enodatium</td></tr> <tr><td>Enodatium</td><td>Cat. en. planicercus / A. sub. dif?alis</td></tr> <tr><td>Enodatium</td><td>Cat. enodatium crispatum</td></tr> <tr><td>Enodatium</td><td>P. fracidus</td></tr> </table>	Enodatium	Cat. enodatium aeeta	Enodatium	Cat. enodatium enodatium	Enodatium	Cat. en. planicercus / A. sub. dif?alis	Enodatium	Cat. enodatium crispatum	Enodatium	P. fracidus	<table border="1"> <tr><td>Calloviense</td><td>Cat. enodatium aeeta</td></tr> <tr><td>Enodatium</td><td>Cat. enodatium enodatium</td></tr> <tr><td>Enodatium</td><td>Cat. en. planicercus / A. sub. dif?alis</td></tr> <tr><td>Enodatium</td><td>Cat. enodatium crispatum</td></tr> <tr><td>Enodatium</td><td>P. fracidus</td></tr> <tr><td>Enodatium</td><td>S. micans</td></tr> <tr><td>Enodatium</td><td>S. calloviense</td></tr> <tr><td>Koenigi</td><td>K. galliae</td></tr> <tr><td>Koenigi</td><td>K. curtiiobus</td></tr> <tr><td>Koenigi</td><td>K. indigestus</td></tr> <tr><td>Koenigi</td><td>K. gowerianus</td></tr> <tr><td>Koenigi</td><td>K. gowerianus gowerianus</td></tr> <tr><td>Koenigi</td><td>K. metorchus</td></tr> <tr><td>Subpatruus</td><td>Ch. saratovensis</td></tr> <tr><td>Subpatruus</td><td>Ch. uzhovkensis</td></tr> <tr><td>Subpatruus</td><td>Cd. subpatruus</td></tr> <tr><td>Subpatruus</td><td>Cd. surensis</td></tr> <tr><td>Subpatruus</td><td>Cd. tschernyschewi</td></tr> <tr><td>Subpatruus</td><td>P. vasilyi</td></tr> <tr><td>Elatmae</td><td>P. elatmae</td></tr> <tr><td>Elatmae</td><td>C. quenstedti / P. chvadukeyense</td></tr> <tr><td>Elatmae</td><td>M. jacquoti</td></tr> <tr><td>Elatmae</td><td>P. primaevum</td></tr> <tr><td>Elatmae</td><td>P. poultoni</td></tr> </table>	Calloviense	Cat. enodatium aeeta	Enodatium	Cat. enodatium enodatium	Enodatium	Cat. en. planicercus / A. sub. dif?alis	Enodatium	Cat. enodatium crispatum	Enodatium	P. fracidus	Enodatium	S. micans	Enodatium	S. calloviense	Koenigi	K. galliae	Koenigi	K. curtiiobus	Koenigi	K. indigestus	Koenigi	K. gowerianus	Koenigi	K. gowerianus gowerianus	Koenigi	K. metorchus	Subpatruus	Ch. saratovensis	Subpatruus	Ch. uzhovkensis	Subpatruus	Cd. subpatruus	Subpatruus	Cd. surensis	Subpatruus	Cd. tschernyschewi	Subpatruus	P. vasilyi	Elatmae	P. elatmae	Elatmae	C. quenstedti / P. chvadukeyense	Elatmae	M. jacquoti	Elatmae	P. primaevum	Elatmae	P. poultoni	<table border="1"> <tr><td>Calloviense</td><td>Cat. enodatium aeeta</td></tr> <tr><td>Enodatium</td><td>Cat. enodatium enodatium</td></tr> <tr><td>Enodatium</td><td>Cat. enodatium crispatum</td></tr> <tr><td>Enodatium</td><td>P. fracidus</td></tr> <tr><td>Enodatium</td><td>S. micans</td></tr> <tr><td>Enodatium</td><td>S. calloviense</td></tr> <tr><td>Koenigi</td><td>K. galliae</td></tr> <tr><td>Koenigi</td><td>K. curtiiobus</td></tr> <tr><td>Koenigi</td><td>K. indigestus</td></tr> <tr><td>Koenigi</td><td>K. gowerianus gowerianus</td></tr> <tr><td>Koenigi</td><td>K. metorchus</td></tr> <tr><td>Subpatruus</td><td>Ch. saratovensis</td></tr> <tr><td>Subpatruus</td><td>Cd. subpatruus</td></tr> <tr><td>Subpatruus</td><td>Cd. surensis</td></tr> <tr><td>Subpatruus</td><td>Cd. tschernyschewi</td></tr> <tr><td>Elatmae</td><td>C. elatmae</td></tr> <tr><td>Elatmae</td><td>C. falsum</td></tr> <tr><td>Elatmae</td><td>C. quenstedti</td></tr> <tr><td>Elatmae</td><td>M. jacquoti</td></tr> <tr><td>Elatmae</td><td>C. frearsi</td></tr> <tr><td>Elatmae</td><td>C. breve</td></tr> </table>	Calloviense	Cat. enodatium aeeta	Enodatium	Cat. enodatium enodatium	Enodatium	Cat. enodatium crispatum	Enodatium	P. fracidus	Enodatium	S. micans	Enodatium	S. calloviense	Koenigi	K. galliae	Koenigi	K. curtiiobus	Koenigi	K. indigestus	Koenigi	K. gowerianus gowerianus	Koenigi	K. metorchus	Subpatruus	Ch. saratovensis	Subpatruus	Cd. subpatruus	Subpatruus	Cd. surensis	Subpatruus	Cd. tschernyschewi	Elatmae	C. elatmae	Elatmae	C. falsum	Elatmae	C. quenstedti	Elatmae	M. jacquoti	Elatmae	C. frearsi	Elatmae	C. breve	<table border="1"> <tr><td>Calloviense</td><td>Cat. enodatium aeeta</td></tr> <tr><td>Enodatium</td><td>Cat. enodatium enodatium</td></tr> <tr><td>Enodatium</td><td>Cat. enodatium crispatum</td></tr> <tr><td>Enodatium</td><td>P. fracidus</td></tr> <tr><td>Enodatium</td><td>S. micans</td></tr> <tr><td>Enodatium</td><td>S. calloviense</td></tr> <tr><td>Koenigi</td><td>K. galliae</td></tr> <tr><td>Koenigi</td><td>K. curtiiobus</td></tr> <tr><td>Koenigi</td><td>K. indigestus</td></tr> <tr><td>Koenigi</td><td>K. gowerianus</td></tr> <tr><td>Koenigi</td><td>K. metorchus</td></tr> <tr><td>Subpatruus</td><td>Ch. saratovensis</td></tr> <tr><td>Subpatruus</td><td>Cd. subpatruus</td></tr> <tr><td>Subpatruus</td><td>Cd. surensis</td></tr> <tr><td>Subpatruus</td><td>Cd. tschernyschewi</td></tr> <tr><td>Elatmae</td><td>C. elatmae</td></tr> <tr><td>Elatmae</td><td>C. falsum</td></tr> <tr><td>Elatmae</td><td>C. quenstedti</td></tr> <tr><td>Elatmae</td><td>M. jacquoti</td></tr> <tr><td>Elatmae</td><td>C. frearsi</td></tr> <tr><td>Elatmae</td><td>C. breve</td></tr> </table>	Calloviense	Cat. enodatium aeeta	Enodatium	Cat. enodatium enodatium	Enodatium	Cat. enodatium crispatum	Enodatium	P. fracidus	Enodatium	S. micans	Enodatium	S. calloviense	Koenigi	K. galliae	Koenigi	K. curtiiobus	Koenigi	K. indigestus	Koenigi	K. gowerianus	Koenigi	K. metorchus	Subpatruus	Ch. saratovensis	Subpatruus	Cd. subpatruus	Subpatruus	Cd. surensis	Subpatruus	Cd. tschernyschewi	Elatmae	C. elatmae	Elatmae	C. falsum	Elatmae	C. quenstedti	Elatmae	M. jacquoti	Elatmae	C. frearsi	Elatmae	C. breve
Calloviense	"S. enodatium γ"																																																																																																																																																																																																																																																			
Enodatium	S. enodatium																																																																																																																																																																																																																																																			
Enodatium	S. pagei																																																																																																																																																																																																																																																			
Enodatium	S. micans																																																																																																																																																																																																																																																			
Enodatium	S. calloviense																																																																																																																																																																																																																																																			
Gowerianus	K. galliae																																																																																																																																																																																																																																																			
Gowerianus	спои с K. curtiiobus et spp.																																																																																																																																																																																																																																																			
Gowerianus	K. gowerianus																																																																																																																																																																																																																																																			
Gowerianus	Ch. saratovense																																																																																																																																																																																																																																																			
Subpatruus	Cd. subpatruus																																																																																																																																																																																																																																																			
Subpatruus	Cd. surensis																																																																																																																																																																																																																																																			
Subpatruus	C. stupachenkoi																																																																																																																																																																																																																																																			
Elatmae	C. tschernyschewi																																																																																																																																																																																																																																																			
Elatmae	спои с C. elatmae																																																																																																																																																																																																																																																			
Elatmae	C. falsum																																																																																																																																																																																																																																																			
Elatmae	K. kepleri																																																																																																																																																																																																																																																			
Calloviense	S. calloviense																																																																																																																																																																																																																																																			
Koenigi	K. trichophorus																																																																																																																																																																																																																																																			
Koenigi	K. curtiiobus																																																																																																																																																																																																																																																			
Koenigi	K. cf. densicostatus																																																																																																																																																																																																																																																			
Subpatruus	Ch. saratovensis																																																																																																																																																																																																																																																			
Subpatruus	C. subpatruum																																																																																																																																																																																																																																																			
Subpatruus	C. surense																																																																																																																																																																																																																																																			
Elatmae	C. tschernyschewi																																																																																																																																																																																																																																																			
Elatmae	C. elatmae																																																																																																																																																																																																																																																			
Elatmae	C. falsum																																																																																																																																																																																																																																																			
Elatmae	K. kepleri																																																																																																																																																																																																																																																			
Elatmae	C. bodylevskiy																																																																																																																																																																																																																																																			
Elatmae	C. nordenskjoldi																																																																																																																																																																																																																																																			
Enodatium	"S. enodatium γ"																																																																																																																																																																																																																																																			
Enodatium	S. enodatium																																																																																																																																																																																																																																																			
Enodatium	S. pagei																																																																																																																																																																																																																																																			
Enodatium	S. micans																																																																																																																																																																																																																																																			
Enodatium	S. calloviense																																																																																																																																																																																																																																																			
Gowerianus	K. galliae																																																																																																																																																																																																																																																			
Gowerianus	K. indigestus																																																																																																																																																																																																																																																			
Gowerianus	K. curtiiobus																																																																																																																																																																																																																																																			
Gowerianus	K. gowerianus																																																																																																																																																																																																																																																			
Subpatruus	Ch. stuckenbergii																																																																																																																																																																																																																																																			
Subpatruus	Cd. subpatruus																																																																																																																																																																																																																																																			
Subpatruus	Cd. surensis																																																																																																																																																																																																																																																			
Subpatruus	C. stupachenkoi																																																																																																																																																																																																																																																			
Elatmae	C. tschernyschewi																																																																																																																																																																																																																																																			
Elatmae	C. elatmae																																																																																																																																																																																																																																																			
Elatmae	C. falsum																																																																																																																																																																																																																																																			
Elatmae	K. kepleri																																																																																																																																																																																																																																																			
Elatmae	C. bodylevskiy																																																																																																																																																																																																																																																			
Elatmae	C. nordenskjoldi																																																																																																																																																																																																																																																			
Enodatium	Cat. enodatium aeeta																																																																																																																																																																																																																																																			
Enodatium	Cat. enodatium enodatium																																																																																																																																																																																																																																																			
Enodatium	Cat. en. planicercus / A. sub. dif?alis																																																																																																																																																																																																																																																			
Enodatium	Cat. enodatium crispatum																																																																																																																																																																																																																																																			
Enodatium	P. fracidus																																																																																																																																																																																																																																																			
Calloviense	Cat. enodatium aeeta																																																																																																																																																																																																																																																			
Enodatium	Cat. enodatium enodatium																																																																																																																																																																																																																																																			
Enodatium	Cat. en. planicercus / A. sub. dif?alis																																																																																																																																																																																																																																																			
Enodatium	Cat. enodatium crispatum																																																																																																																																																																																																																																																			
Enodatium	P. fracidus																																																																																																																																																																																																																																																			
Enodatium	S. micans																																																																																																																																																																																																																																																			
Enodatium	S. calloviense																																																																																																																																																																																																																																																			
Koenigi	K. galliae																																																																																																																																																																																																																																																			
Koenigi	K. curtiiobus																																																																																																																																																																																																																																																			
Koenigi	K. indigestus																																																																																																																																																																																																																																																			
Koenigi	K. gowerianus																																																																																																																																																																																																																																																			
Koenigi	K. gowerianus gowerianus																																																																																																																																																																																																																																																			
Koenigi	K. metorchus																																																																																																																																																																																																																																																			
Subpatruus	Ch. saratovensis																																																																																																																																																																																																																																																			
Subpatruus	Ch. uzhovkensis																																																																																																																																																																																																																																																			
Subpatruus	Cd. subpatruus																																																																																																																																																																																																																																																			
Subpatruus	Cd. surensis																																																																																																																																																																																																																																																			
Subpatruus	Cd. tschernyschewi																																																																																																																																																																																																																																																			
Subpatruus	P. vasilyi																																																																																																																																																																																																																																																			
Elatmae	P. elatmae																																																																																																																																																																																																																																																			
Elatmae	C. quenstedti / P. chvadukeyense																																																																																																																																																																																																																																																			
Elatmae	M. jacquoti																																																																																																																																																																																																																																																			
Elatmae	P. primaevum																																																																																																																																																																																																																																																			
Elatmae	P. poultoni																																																																																																																																																																																																																																																			
Calloviense	Cat. enodatium aeeta																																																																																																																																																																																																																																																			
Enodatium	Cat. enodatium enodatium																																																																																																																																																																																																																																																			
Enodatium	Cat. enodatium crispatum																																																																																																																																																																																																																																																			
Enodatium	P. fracidus																																																																																																																																																																																																																																																			
Enodatium	S. micans																																																																																																																																																																																																																																																			
Enodatium	S. calloviense																																																																																																																																																																																																																																																			
Koenigi	K. galliae																																																																																																																																																																																																																																																			
Koenigi	K. curtiiobus																																																																																																																																																																																																																																																			
Koenigi	K. indigestus																																																																																																																																																																																																																																																			
Koenigi	K. gowerianus gowerianus																																																																																																																																																																																																																																																			
Koenigi	K. metorchus																																																																																																																																																																																																																																																			
Subpatruus	Ch. saratovensis																																																																																																																																																																																																																																																			
Subpatruus	Cd. subpatruus																																																																																																																																																																																																																																																			
Subpatruus	Cd. surensis																																																																																																																																																																																																																																																			
Subpatruus	Cd. tschernyschewi																																																																																																																																																																																																																																																			
Elatmae	C. elatmae																																																																																																																																																																																																																																																			
Elatmae	C. falsum																																																																																																																																																																																																																																																			
Elatmae	C. quenstedti																																																																																																																																																																																																																																																			
Elatmae	M. jacquoti																																																																																																																																																																																																																																																			
Elatmae	C. frearsi																																																																																																																																																																																																																																																			
Elatmae	C. breve																																																																																																																																																																																																																																																			
Calloviense	Cat. enodatium aeeta																																																																																																																																																																																																																																																			
Enodatium	Cat. enodatium enodatium																																																																																																																																																																																																																																																			
Enodatium	Cat. enodatium crispatum																																																																																																																																																																																																																																																			
Enodatium	P. fracidus																																																																																																																																																																																																																																																			
Enodatium	S. micans																																																																																																																																																																																																																																																			
Enodatium	S. calloviense																																																																																																																																																																																																																																																			
Koenigi	K. galliae																																																																																																																																																																																																																																																			
Koenigi	K. curtiiobus																																																																																																																																																																																																																																																			
Koenigi	K. indigestus																																																																																																																																																																																																																																																			
Koenigi	K. gowerianus																																																																																																																																																																																																																																																			
Koenigi	K. metorchus																																																																																																																																																																																																																																																			
Subpatruus	Ch. saratovensis																																																																																																																																																																																																																																																			
Subpatruus	Cd. subpatruus																																																																																																																																																																																																																																																			
Subpatruus	Cd. surensis																																																																																																																																																																																																																																																			
Subpatruus	Cd. tschernyschewi																																																																																																																																																																																																																																																			
Elatmae	C. elatmae																																																																																																																																																																																																																																																			
Elatmae	C. falsum																																																																																																																																																																																																																																																			
Elatmae	C. quenstedti																																																																																																																																																																																																																																																			
Elatmae	M. jacquoti																																																																																																																																																																																																																																																			
Elatmae	C. frearsi																																																																																																																																																																																																																																																			
Elatmae	C. breve																																																																																																																																																																																																																																																			

**Рис. 2.2.1.** Зональное и инфразональное расчленение нижнего келловея Европейской России в работах различных авторов. Зоны и составляющие их биогоризонты обозначены заливками разного цвета. Красными линиями проведены подъярусные границы, указанные в как таковые в оригинальной публикации.

Зона Elatmae в таком объеме оказалась громоздкой, больше остальных зон келловея в два и более раз, поэтому Гуляевым (2005) было предложено вывести из ее состава подзону Subpatruus и поднять ранг последней до самостоятельной зоны. В таком виде зоны Elatmae и Subpatruus приняты разными специалистами (Киселев, Рогов, 2007а,б; Князев и др., 2009а; 2010) и даже вошли в одну из версий бореального стандарта (Захаров и др., 2005; Захаров, Рогов, 2008). Тем не менее выделение второй подзоны в самостоятельную зону, как и включение ее в бореальный стандарт, вызвало возражение Митта (2006) и она не была принята как зона келловея в Унифицированную региональную стратиграфическую схему юрских отложений Восточно-Европейской платформы (2012), несмотря на то, что в объяснительной записке было высказано мнение о целесообразности такого решения Гуляевым, Мелединой и Князевым (ibid., с. 42, 43). В данной работе

Subpatruus рассматривается как самостоятельная зона, а зона Elatmae принята в минимальном объеме.

Зона Subpatruus Sibirtsev, 1886 emend. (Mitta, 1998). Сугубо провинциальная зона, выделенная по видам-индексам среднерусских эндемичных кадоцератин. После выделения (первоначально как подзоны) было разработано несколько вариантов ее инфразонального деления с различным положением нижней границы. В шкале Митта (Митта, Стародубцева, 1998; Митта, 2000б) подошва зоны Subpatruus расположена выше кровли биогоризонта *tchernyschewi* и в основании биогоризонта *stupachenkoi*. В модели Гуляева (2005, 2015), которой придерживаются и другие авторы (Киселев, Рогов, 2007а), подошва зоны расположена в подошве биогоризонта *tchernyschewi*, т.е. на один биогоризонт ниже. Подошва зоны (подзоны) Subpatruus в обоих моделях должна устанавливаться в слоях с первыми *Cadochamoussetia*. Понижение подошвы зоны Subpatruus в шкале Гуляева обусловлено несколькими причинами. Во-первых, по его мнению, вид *C. tchernyschewi* относится к роду *Cadochamoussetia*, поэтому зона Subpatruus должна включать биогоризонт *tchernyschewi*. Во-вторых, вид *C. stupachenkoi* Mitta, 1998 следует рассматривать как младший синоним *C. tchernyschewi* и, соответственно, биогоризонты *tchernyschewi* и *stupachenkoi* должны считаться эквивалентными. В третьих, в разрезах нижнего келловея достоверно не прослежена смена *C. tchernyschewi* и *C. stupachenkoi* - видов или хроновариаций, с трудом различающихся на практике.

Положение кровли зоны Subpatruus понимается всеми исследователями одинаково - выше биогоризонта *saratovenssis* (= *stuckenbergii*, по [Митта, 2000б]).

Зона Koenigi Karitzky, 1887 (= Gowerianus (Lahusen, 1883) sensu Mitta, 2000) - одна из наиболее хорошо распознаваемых стандартных европейских зон келловея в Бореально-Атлантической области, от Англии до Центральной России и Мангышлака. Она характеризуется устойчивой номенклатурой, поэтому, несмотря на безусловный приоритет вида-индекса *Keplerites gowerianus* перед *Proplanulites koenigi*, изменение названия зоны для Европейской России, как это предлагает Митта (2000б), в отрыве от принятого в Западной Европе вряд ли продуктивно. Поэтому в данной работе вопрос номенклатуры этой зоны не обсуждается.

Более существенной проблемой является крайне неустойчивое инфразональное деление зоны Koenigi. За последние 20 лет было предложено более десяти взаимно противоречивых версий инфразональных шкал, построенных с учетом меняющихся представлений об эволюции рода *Keplerites* в фазе Koenigi. Несмотря на то, что эта группа аммонитов, в целом, развивалась одинаково в Бореально-Атлантической области и

проходила одни и те же фазы филогенеза (с минимальными провинциальными отличиями в пределах Западной и Восточной Европы), представления о количестве и последовательности филогенетических фаз *Kepplerites* меняется в работах различных авторов иногда кардинально (рис. 2.2.2). Из 16 выделенных биогоризонтов наиболее стабильным стратиграфическим положением характеризуются только три: *galilaei* (100% стабильных положений, по рис. 2.2.2), *gowerianus* (80%) и *metorchus* (70%). Остальные являются нестабильными: *curtilobus* и *trichophorus* (50%), *indigestus* и *koperniki* (30%), *densicostatus* (20%) или крайне нестабильными (менее 10% - *hubblei*, *halleyi*, *besseli* и др.). Такое состояние инфразональных шкал отражает, в первую очередь, хаос в систематике поздних кепплеритов, обусловленный отсутствием прогресса в ревизии этой группы. Выделение новых биогоризонтов производится, в основном, путем замены вида-индекса и изменения номенклатуры ранее выделенных, при этом биогоризонт с одним и тем же названием может занимать в очередной новой версии инфразональной шкалы другое положение, чем ранее (например, биогоризонты *curtilobus*, *indigestus* и *densicostatus*).

ЗОНА	Подзона	Англия				Северная Германия	Европейская Россия и Центральная Украина						
		Page, 1988	Callomon et al., 1988	Monnig, 2010, 2015	Monnig, 2017	Monnig, 2010, 2015, 2017 Monnig et al., 2018	Гуляев, 1999, 2001	Митта, 2000	Гуляев, 2002, 2005	Гуляев, Ипполитов, 2013; Гуляев, 2015	Monnig, 2010, 2017	Наст. работа	
КОЕНИГИ	Galilaei	<i>K. galilaei</i>	<i>K. galilaei</i>	<i>K. koperniki</i> [MS]	<i>K. sp. nov. E</i>	<i>K. sp. nov. E (koperniki)</i> [MS]	<i>K. galilaei</i>	<i>K. galilaei</i>	<i>K. galilaei</i>	<i>K. galilaei</i>	<i>K. sp. nov. E</i>	<i>K. galilaei</i>	
				<i>K. galilaei</i>	<i>K. galilaei</i>	<i>K. galilaei</i>					<i>K. galilaei</i>		
						<i>P. crassiruga</i>					<i>K. sp. nov. D</i>		
	Curtilobus	<i>K. trichophorus</i>	<i>K. trichophorus</i>	<i>K. trichophorus</i>	<i>K. trichophorus</i>	<i>K. sp. nov. C (hubblei)</i> [MS]	<i>K. trichophorus</i>			<i>K. crucifer</i>	<i>K. sp. nov. C</i>	<i>K. curtilobus</i>	
		<i>K. indigestus</i> β	<i>P. ferruginosus</i>	<i>K. indigestus</i> β	<i>P. ferruginosus</i>	<i>K. densicostatus</i>	<i>K. indigestus</i>		<i>K. curtilobus</i>	<i>K. curtilobus</i>	<i>K. densicostatus</i>		
		<i>K. indigestus</i> α	<i>C. tolype</i>	<i>K. indigestus</i> α	<i>C. tolype</i>	<i>K. sp. nov. B (halleyi)</i> [MS]	<i>K. curtilobus</i>				<i>'K. curtilobus' cf. K. sp. nov. A</i>		
		<i>K. curtilobus</i>	<i>K. curtilobus</i>	<i>K. bradleyi</i> [MS]	<i>'K. curtilobus'</i>	<i>K. sp. nov. A (besseli)</i> [MS]	<i>K. curtilobus</i>	<i>K. indigestus</i>	<i>K. densicostatus</i>				
	Gowerianus	<i>K. gowerianus</i>	<i>K. gowerianus</i>	<i>K. gowerianus</i>	<i>K. gowerianus</i>	<i>K. aff. gowerianus</i>	<i>K. densicostatus</i>	<i>K. gowerianus</i>		<i>K. gowerianus gowerianus</i>	<i>K. gowerianus gowerianus</i>	<i>K. gowerianus</i>	<i>K. gowerianus</i>
		<i>K. metorchus</i>	<i>K. metorchus</i>	<i>K. metorchus</i>	<i>K. metorchus</i>	<i>K. metorchus</i>		<i>Ch. stuckenbergii</i>	<i>K. gowerianus metorchus</i>	<i>K. gowerianus metorchus</i>	<i>K. metorchus</i>	<i>K. metorchus</i>	

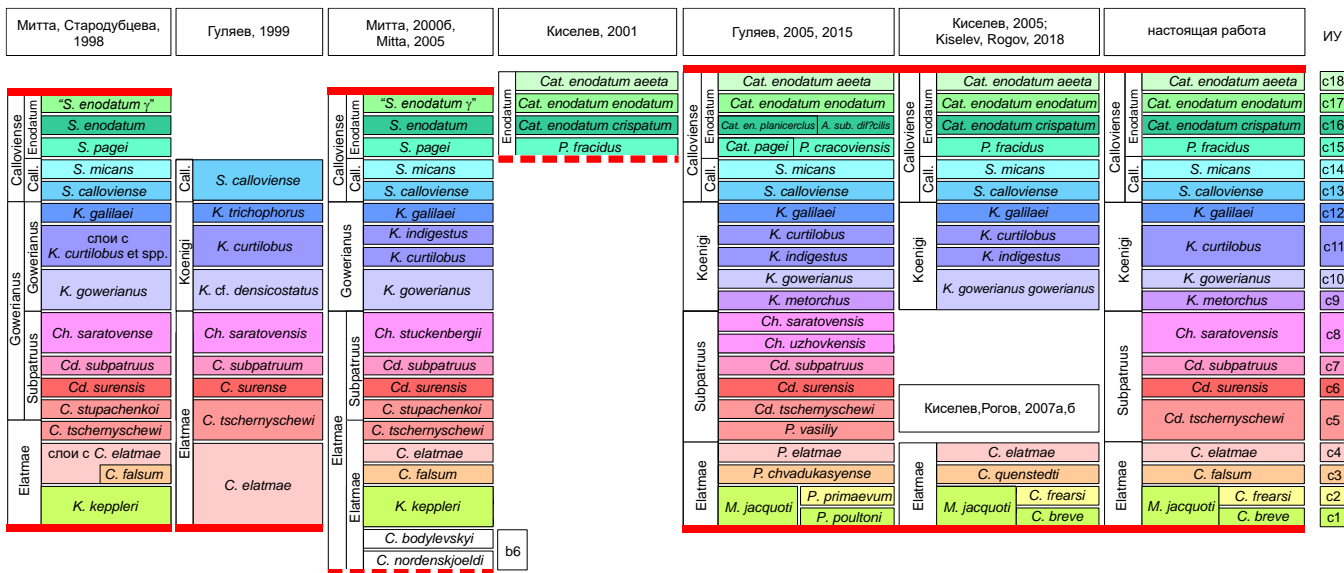
Рис. 2.2.2. Вариации инфразонального деления зоны Кoenigi в Англии, Германии и Европейской России и их оригинальная корреляция. Цветной заливкой показаны биогоризонты, выделенные про видам рода *Kepplerites* (биогоризонты с одинаковым названием обозначены одним и тем же цветом). Биостратоны, выделенные по другим таксонам (*Cadoceras*, *Chamoussetia*, *Proplanulites*) показаны без заливки.

Следует отметить, что создание большинства новых вариантов инфразональных шкал не сопровождается должным обоснованием (стратиграфическим и палеонтологическим), что снижает их практическую ценность. Чаще всего крайне незначительные отличия используемых видов-индексов соседних биогоризонтов можно трактовать как проявления изменчивости, а не видоспецифические отличия, поэтому диагностика этих видов становится почти невозможной. В этой связи в данной работе инфразональная шкала зоны Кoenigi сокращается до четырех биогоризонтов, виды-



индексы которых могут хорошо распознаваться. Более глубокая детализация инфразональной шкалы может быть произведена обоснованно только ревизии рода *Kepplerites* (*Gowericeras*) зоны Koenigi.

Зона Calloviense Opperl, 1856, как и зона Koenigi, выделяется повсеместно в Бореально-Атлантической области и характеризуется в региональных шкалах почти идентичной структурой, как в Западной Европе, так и Европейской России. Различия между ними, в основном, номенклатурные, связанные с наименованием биогоризонтов подзоны Enodatum. Первая инфразональная шкала этой подзоны для Русской платформы была предложена Митта (Митта, Стародубцева, 1998; Митта, 2000б). В ней сохраняется английский вариант (Callomon et al., 1988) ее деления на три биогоризонта по видам рода (или подрода) *Catasigaloceras* и использование названий с не линнеевскими символами. Позднее, в работе Киселева (2001а) номенклатура биогоризонтов была изменена (нелинеевские названия были заменены названиями подвидов-индексов) и кровле зоны добавлен новый биогоризонт *Cat. enodatum aeeta*, эквивалент которому в западно-европейской шкале до сих пор не найден. Этот вариант инфразональной шкалы подзоны Enodatum используется различными авторами с сохранением оригинальной номенклатуры (Kiselev, Rogov, 2018) или с изменением названий и авторства двух биогоризонтов (Гуляев, 2005).



**Рис. 2.2.3.** Эквивалентные инфразональные уровни (ИУ) в биостратиграфических шкалах нижнего келловоя 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.

Неоднократные попытки разработать детальную инфразональную шкалу нижнего келловоя 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. 2.2.3**). Их количество почти соответствует инфразональному объему различных биостратиграфических шкал, либо в меньшую сторону, например в отношении последних шкал Гуляева (86%), либо в большую (шкала Митта, 106%).

### **Средний келловей**

Среднекелловейские отложения широко распространены на территории Европейской России, однако они представлены, в основном, маломощными и конденсированными слоями. Это долгое время препятствовало созданию биостратиграфической шкалы для данной территории, сравнимой по детальности с зарубежными аналогами. Расчленение среднего келловоя в российских шкалах на две зоны - Jason и Coronatum появилось примерно на 100 лет позднее, чем в Европе (d'Orbigny, 1852), а подзональное деление - на 40 лет. Во второй половине 20 века большинство авторов, которые так или иначе затрагивали стратиграфию среднего келловоя, оставляли деление среднего келловоя двучленным, состоящим либо из двух зон (Jason и Coronatum) (Сазонов 1957, 1965; Меледина, 1987), либо рассматривали в объеме одной зоны (Герасимов и др., 1996).

Западноевропейская суббореальная шкала среднего келловоя, принятая в качестве регионального и глобального стандарта (Thierry et al., 1997), включает две зоны (Jason и Coronatum), четыре подзоны (Medea, Jason, Obductum, Grossouvrei), выделенных, в основном, аммонитам подсемейства Kosmocerotinae (Callomon, 1955, 1964). В Центральной России средний келловей охарактеризован той же последовательностью космоцератин, что и в Западной Европе, поэтому аммонитовая шкала Русской плиты может включать, как минимум, все подзоны европейской стандартной шкалы (Киселев, 1999).

Инфразональное деление среднего келловоя суббореальных районов Европы (Англия, Северо-Западная Франция) было разработано фрагментарно, в основном для подзоны Grossouvrei (Callomon, 1964). Попытки более детального расчленения всех среднекелловейских подзон предпринимались неоднократно, в частности в Северной Германии (Mönnig, 1989; 1993). Единственный вариант полного инфразонального деления

суббореального среднего келловея в объеме 8 биогоризонтов существует только для Германии (Mönnig et al., 2018), но даже и он пока опубликован лишь в виде таблицы и должным образом не описан.

Для Центральной России инфразональная шкала среднего келловея впервые предложена Киселевым (2001а) на основе изучения опорных разрезов, где наблюдается последовательность среднекелловейских аммонитов (Елатьма, Алпатьево, Михайловцемент, Макарьев, Черменино, Бурдово). Новая на тот момент шкала включала 6 биогоризонтов для большинства подзон, за исключением подзоны Jason. Инфразональное деление последней было разработано позднее (Киселев, Меледина, 2004). В настоящее время средний келловей Европейской части России принимается в объеме 8 биогоризонтов (Киселев, 2006; Kiselev, Rogov, 2018). Это деление весьма устойчиво, не содержит различных пропусков и может рассматриваться как инфразональный стандарт для Русской платформы.

### **Верхний келловей**

Детализация верхнекелловейских стратиграфических шкал Европейской России происходила с запозданием, в отличие от ниже- и среднекелловейских. Косвенно это связано с тем, что отложения верхнего подъяруса келловея не имеют столь широкого распространения на территории Европейской России, как нижнего и среднего келловея. Также большинство известных верхнекелловейских разрезов характеризуются развитием отчетливых уровней конденсации, которые снижают полноту разрезов. По этой причине на территории Европейской России достаточно редко встречаются разрезы, в которых верхний келловей представлен в полном объеме обеих зон *Peltoceras athleta* и *Quenstedtoceras lamberti*. Особенно сокращен объем верхнего келловея в осевой части ареала келловейских отложений Русской платформы (меридиональный сектор Среднерусского моря), включающего бассейны рек Ижмы, Сысолы, Унжи, Нижегородскую область и респ. Мордовию. Здесь верхний келловей либо перемыт полностью (район Ижмы и Сысолы, Макарьевский и Мантуровский районы бассейна Унжи, Ивановское Поволжье, Нижегородская область и Мордовия) или представлен низами зоны *Athleta* (Кологривский район Костромской области). В этой связи территория юга Московской синеклизы, в основном Рязанская и Московская - области, имеют ключевое значение для разработки стандартной инфразональной шкалы верхнего келловея и нижнего оксфорда всей Европейской России.

В латеральных и южных частях келловейского поля (Рязанская, Тульская, Московская, Ярославская, Оренбургская и Саратовская области) верхний келловей

представлен обеими зонами, реже одной (зоной *Lamberti* – Тархановская пристань, Татарстан). В большинстве разрезов, где верхний келловей имеет двучленное строение, обе зоны также сокращены в объеме в результате выпадения отдельных интервалов.

Вышеприведенные данные отражают острый дефицит относительно полных и непрерывных разрезов верхнего келловоя на Русской платформе, на основе которых возможна прогрессивная детализация стратиграфической шкалы, сравнимая с уровнем детальности, достигнутым в Западной Европе за последние десятилетия.

Верхний подъярус келловоя 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 келловоя. В работах Д. Н. Киселева (1999, 2001а) приводится обоснование для установления в Центральной России в зоне *Athleta* подзон *Phaeinum* и *Proniae*, выделенные до этого в Западной Европе (Brinkmann, 1929; Callomon, 1968; Callomon, Sykes, 1980).

Позднее, В. В. Митта (2003) по данным изучения разреза у Тархановской пристани и пос. Дубки на Русской платформе установил верхний биогоризонт зоны *Lamberti* западноевропейской шкалы *paucicostatum*. Им же предполагается возможность четырехчленного деления зоны *Lamberti*, аналогично таковому стандартной шкалы. Предварительный вариант детальной шкалы верхнего келловоя включающий 5 подзон и 8 биогоризонтов предложен Д. Н. Киселевым и М. А. Роговым (в Gulyaev et al., 2002; Киселев и др., 2003; Киселев, Рогов, 2005). Все подзоны верхнего келловоя Европейской России те же самые, что и в западноевропейских шкалах (*Phaeinum*, *Proniae*, *Spinsum*, *Henrici*, *Lamberti*), однако, предложенная последовательность биогоризонтов несколько отличается от западноевропейской. Было намечено 6 новых биогоризонтов *allae allae*, *allae compressus*, *patruus*, *funiferus*, *kuklikum* и *mojarowskii*.

Новый вариант стратиграфического деления верхнего келловоя основан на распространении видов и подвидов космоцератид (род *Kosmoceras*) и кардиоцератид (роды *Funiferites* и *Quenstedtoceras*), интервал распространения которых установлен в разрезах европейской части России и Западной Европы и обоснован в соответствующих моделях филогенеза таксонов. В роде *Kosmoceras* выявлена четкая последовательность видов *K. phaeinum* - *K. proniae* - *K. rowlstonense* - *K. kuklikum*, по которой производится инфразональное расчленение зоны *Athleta* на биогоризонты.

Наряду с космоцерасовыми биогоризонтами в объем зоны *Athleta* предлагается ввести шкалу биогоризонтов, выделенных по роду *Funiferites* (Киселев и др., 2003) и последовательности видов и подвидов этого рода (*F. allae allae* - *F. allae compressus* - *F.*

*patruus* - *F. funiferus*). Стратиграфическое значение «фуниферитовой» шкалы не уступает космоцерасовой, что позволяет их использовать на равноправной основе.

Данное деление, в основном, имело декларативный характер, и лишь позднее этот недостаток был в какой-то мере исправлен первоначально для зоны Lambertі и нижнего оксфорда в статье, посвященной границе келловея и оксфорда в опорном разрезе у д. Дубки (Kiselev et al., 2013). Этот же разрез был предложен в качестве кандидата на роль GSSP оксфордского яруса (Rogov, Zakharov, 2014), не уступающего другим подобным разрезам - Савурнон во Франции (Fortwengler et al., 2012; Pellenard et al., 2014) и Редклифф Пойнт в Англии (Page, 2004; Page et al., 2009).

В последней статье на эту тему (Kiselev, Rogov, 2018) приводятся данные изучения наиболее важных разрезов среднего-верхнего келловея и нижнего оксфорда в районе г. Михайлов (Рязанская обл.), на основе которых разработана модель стратиграфического расчленения верхнего келловея, в особенности его нижней части – зоны Athleta. В статье впервые описаны инфразональные биостратоны зоны Athleta - *phaeinum*, *proniae*, *rowlstonense* и *kuklikum*, прослеживаемые по всей Бореально-Атлантической области, и провинциальные биогоризонты, выделенные по филогенетической последовательности видов рода *Funiferites*. В качестве стратотипа большинства космоцерасовых и фуниферитовых биогоризонтов (см. гл. 2.7) предложены разрезы у г. Михайлов (Михайловцемент). Кроме биогоризонтов бореальной шкалы в зоне Athleta установлены биогоризонты субсредиземноморской шкалы по видам подсемейства *Peltoceratinae*.

В итоге, в верхнем келловее выявлено 9 инфразональных уровней, на основе которых разработана шкала биогоризонтов, привязанная к стандартным западно-европейским зонам (Athleta и Lambertі) подзонам (*Phaeinum*, *Proniae*, *Kuklikum*, *Henrici* и *Lamberti*). Принципиально эта шкала не отличается от таковой Англии, Северо-Западной Франции и Северной Германии, поскольку виды-индексы большинства биостратонов характерны для всей Бореально-Атлантической области. Как и в Западной Европе, кровля келловея на Русской плите проведена ниже первого появления рода *Cardioceras* - в основании биогоризонта *scarburgense*.

### **Нижний оксфорд**

Современный вариант зонального и подзонального деления нижнего оксфорда, в объеме зон *Mariae* и *Cordatum* и подзон *Scarburgense*, *Praecordatum*, *Bukowskii*, *Costicardia* и *Cordatum*, разработан в Англии (Buckman, 1913; Morley Davies, 1916; Spath, 1939; Arkell, 1939; 1941; Callomon, 1964; Callomon, 1968; Wright, 1983; Page, 1991; 1994). Разработка инфразональной шкалы нижнего оксфорда, связанная с детальным изучением границы

средней-верхней юры в пограничных отложениях верхнего келловея (зона *Lamberti*) и нижнего оксфорда (зона *Mariae*), первоначально производилась, преимущественно, во Франции на протяжении последних сорока лет (Debrand-Passard et al., 1978; Marchand, 1979; 1984; 1986; Courville, Bonnot 1998; Bonnot, Marchand, 1994; Fortwengler, Marchand, 1994; Fortwengler et al., 1997; Contini et al., 1989; Cariou et al., 1997 и др.). Предложенный французскими авторами вариант инфразональной шкалы охватывает, преимущественно, зону *Mariae*, а трехчленное деление вышележащей зоны *Cordatum*, предложенное Аркеллом (Arkell, 1941), было использовано без изменений. Во французской шкале зона *Mariae* делится на пять биогоризонтов, из которых четыре выделены по видам-индексам единой филемы *Cardioceras* (*Scarburgiceras*): *scarburgense* Buckman, 1913 emend Fortwengler & Marchand, 1994; *praemartini* Fortwengler, Marchand, 1994; *alphacordatum* Callomon, 1993 emend Fortwengler, Marchand, 1994; *praecordatum* Buckman, 1920. Несмотря на то, что данный вариант расчленения зоны *Mariae* был предложен как стандартный для всей Западной Европы (Cariou et al., 1997), он не получил окончательного признания в Англии (Page, 2004).

В Европейской России нижний подъярус оксфордского яруса изучен в разрезах Рязанской, Московской, Ярославской, Оренбургской, Саратовской областей. Наиболее представительные разрезы границы средней-верхней юры и зоны *Mariae* расположены в Рязанской (Михайлов), Саратовской (пос. Дубки) и Оренбургской областях (р. Бердянка). Изучение этих разрезов позволило выявить детальную последовательность кардиоцератин, в целом аналогичную европейской, и установить большинство французских и английских биогоризонтов и подзон (Киселев, Рогов, 2005; Kiselev et al., 2013). Наиболее полная последовательность зоны *Mariae* в объеме четырех биогоризонтов французской шкалы (*scarburgense*, *praemartini*, *alphacordatum*, *praecordatum*) обнаружена в разрезах на р. Бердянке (д. Беляевка) и у д. Никитино (Рязанская обл.); менее полная – в разрезах Дубки, Михайловцемент (*scarburgense*, *alphacordatum*, *praecordatum*), и Пески (*scarburgense*, *alphacordatum*). Таким образом, для зоны *Mariae* Европейской России полностью применим европейский подзональный вариант членения в объеме подзон *Scarburgense* и *Praecordatum*, и последовательность из четырех биогоризонтов *scarburgense*, *praemartini*, *alphacordatum*, *praecordatum*. Эта последовательность соответствует, в основном, французской шкале.

Зона *Cardioceras cordatum* в Англии, по предложению У. Аркелла (Arkell, 1941) расчленяется на три подзоны *Bukowskii*, *Costicardia* и *Cordatum*. В Европейской России зона обнажается менее полно, чем нижележащая зона *Mariae*. Тем не менее, в разрезах Рязанской (Михайлов, Костино, Никитино), Оренбургской (Бердянка), Московской

(Пески), Ярославской (Рыбинск), Саратовской (Дубки) областей обнаружена последовательность кардиоцератид, аналогичная европейской. Это позволило установить в зоне Cordatum все три вышеупомянутые подзоны. Полная последовательность аммонитов подзон Bukowskii, Costicardia и Cordatum найдена в разрезах у г. Михайлов и ст. Пески. В остальных разрезах выявлены лишь фрагменты данной последовательности.

Предложенный вариант стратиграфической шкалы нижнего оксфорда (Киселев, Рогов, 2005; Kiselev et al., 2013) в целом совпадает с западно-европейским делением: 100% на уровне подзон; 87 % на уровне биогоризонтов для Франции (7 общих биогоризонтов из 8) и 63% для Англии. Высокое сходство рассматриваемых шкал отражает единство развития Западно-Европейского и Среднерусского палеобассейнов в Бореально-Атлантической области.

### 2.3.2. Описание разрезов

Ниже дается описание, в основном, тех разрезов, на основе которых разработано деление верхней части нижнего келловея, среднего - верхнего келловея и нижнего оксфорда. Часть разрезов нижнего келловея описано в гл. 2.1.

#### Вотча

Келловейские отложения у с. Вотча на р. Сыsole не раз привлекали внимание специалистов (Keyserling, 1846; Кудрявцев, 1911; Хименков, 1914; Худяев, 1927, 1936 и др.). В работе Кейзерлинга дано только описание и изображение фоссилий, среди которых 6 видов принадлежит келловейским аммонитам, найденным непосредственно в разрезе у с. Вотчи. Из них один вид описан как новый (таб. 2.2.1).

Описание разреза впервые дается в работах В. Г. Хименкова и И. Е. Худяева. В них приводятся богатые списки окаменелостей, преимущественно из среднего келловея. Наиболее полное описание разреза келловея у с. Вотча (в составе сводного) сделано Худяевым (1936). Из последней работы видно, что разрез обладает наиболее полным строением по сравнению с другими разрезами бассейна р. Сысолы, где обнажаются келловейские осадки, хорошо охарактеризованные палеонтологически (обнажения у с. Ыб, Визинга).

В сводном разрезе келловея бассейна Сысолы Худяев устанавливает присутствие всех трех подъярусов, включающих 8 слоев песчаных и глинистых пород общей мощностью около 30 м. Отдельно им выделены переходные слои на границах подъярусов. Аммонитовая фауна встречается неравномерно и отличается большим разнообразием только для отдельных конкреционных уровней среднего и верхнего келловея.

**Табл. 2.2.1.** Аммониты келловея из разрезов бассейна р. Сысолы, указанные и изображенные в работах различных авторов. Ячейки видов, чьи номенклатурные типы происходят из данных разрезов, обозначены серой заливкой. Для изображенных видов указываются номер работы (римской цифрой), таблица (числитель) и фигура (знаменатель) (из [Киселев, 2006]).

Аммониты	Keyserling, 1846	Худяев, 1927; 1936	Романович, 1980	Киселев, 2006	Гуляев, Ипполитов, 2016
1. <i>Erymnoceras coronatum</i> (Brug.)	20/11,12	*		*	
2. <i>Erymnoceras doliforme</i> Roman				3/15,16	
3. <i>Keplerites</i> cf. - ex gr. <i>gowerianus</i> (Sow.)		*		*	*
4. <i>Keplerites curtilobus</i> (Buckm.)				*	*
5. <i>Keplerites</i> cf. <i>galilaei</i> (Opp.)				*	
6. <i>Toricellites</i> cf. <i>unzhensis</i> (Mitta)					*
7. <i>Sigaloceras calloviense</i> (Sow.)				*	
8. <i>Kosmoceras</i> ( <i>Catasigaloceras</i> ) sp.				*	
9. <i>K.</i> ( <i>Cat.</i> ) <i>enodatam</i> Nik.		*			
10. <i>K.</i> ( <i>Gulielmites</i> ) <i>jason</i> (Rein.)		*		3/13,14	



11.	<i>K. (G.) obductum</i> (Buckm.)			2/1-4	
12.	<i>K. (Zugokosmoceras) crassum</i> Tint.			*	
13.	<i>K. (Z.) posterior</i> Brink.			*	
14.	<i>K. (Z.) grossouvrei</i> Douv.			2/5,6	
15.	<i>K. (Z.) phaeinum</i> (Buckm.)			*	
16.	<i>K. (K.) gemmatum</i> (Phill.)	19/10,11		19	
17.	<i>K. (K.) duncani</i> (Sow.)		*		
18.	<i>Gulielmina</i> sp.			*	
19.	<i>Gulielmiceras (Gulielmiceras) jenceni</i> (Teiss.)			*	
20.	<i>G. (G.) gulielmii</i> (Sow.)		*		
21.	<i>G. (G.) cf. complanatum</i> (Tint.)			*	
22.	<i>G. (S.) pollux</i> (Rein.)	19/12,13; 22/3-7	*	12	
23.	<i>G. (S.) cf. aculeatum</i> (Eichw.)		*		
24.	<i>Chamousettia</i> sp., <i>Ch. chamousetti</i> (Orb.)		*	*	*
25.	<i>Cadoceras (Paracadoceras) elatmae</i> (Nik.)		*		*
26.	<i>C. (P.) frearsi</i> (Orb.)				4/3
27.	<i>C. (P.) vasily</i> Gulyaev [MS]				4/1
28.	<i>Cadoceras postelatmae</i> Sazonov			3/1-4	
29.	<i>C. (C.) sokolovi</i> (Kiselev)				*
30.	<i>C. (Rondiceras) milashevici</i> (Nik.)		*		
31.	<i>C. (R.) milashevici milashevici</i> (Nik.)			1/4-6	
32.	<i>C. (R.) sysolae</i> Khudjaev		27/1,2	31	
33.	<i>C. (R.) milashevici khudjaevi</i> Kiselev			1/1-3	
34.	<i>C. (R.) milashevici pura</i> (Voronetz)			*	
35.	<i>C. (R.) tcheffkini</i> (Orb.)	20/6; 22/11,12	*	2/7,8	
36.	<i>C. (R.) cf. tcheffkini</i> (Orb.)		*		
37.	<i>C. sysolae sysolae</i> Khudjaev			1/1,3	43
38.	<i>C. sysolae grossicus</i> Romanovitch			1/2; 2/1	44
39.	<i>Cadoceras cf. tolype</i> Buckm.			*	
40.	<i>C. sublaeve</i> (Sow.)			*	
41.	<i>C. cf. sublaeve</i> (Sow.)		*		
42.	<i>C. arcticoides</i> Kis. et Meled.			3/11,12	
43.	<i>L. praestenolobum</i> Kiselev et Meledina			*	
44.	<i>L. stenolobum</i> (Keys.)	20/7; 22/13,14	*	3/9,10; 4/1-6	
45.	<i>Longaeviceras alpha</i> Kiselev			3/5-8	
46.	<i>L. lahuseni</i> Bodyl.			*	
47.	<i>Longaeviceras keyserlingi</i> (Sok.)			*	
48.	<i>Quenstedtoceras lamberti</i> (Phill.)		*		
49.	<i>Quenstedtoceras leachi</i> (Sow.)		*		
50.	<i>Pseudocadoceras ex gr. mundum</i> (Sas.)			*	*
51.	<i>Ps. boreale</i> Buckman				*
52.	<i>Ps. cuneatum</i> Sas.			*	
53.	<i>Ps. homoeomorphum</i> Kiselev			1/7,8	
54.	<i>Ps. suraense</i> (Sas.)			1/9,10	
55.	<i>Ps. cf. macellum</i> Kiselev			*	
56.	<i>Pseudocadoceras callomoni</i> Kiselev			*	
57.	<i>Pseudocadoceras nanseni</i> (Pomp.)			*	
58.	<i>Anaplanulites submutatus</i> (Nik.)			*	
59.	<i>Okaites mosquensis</i> (Fisch.)	22/8			
60.	<i>Grossouvria ex gr. popilanica</i> (Krenk.)			*	
61.	<i>Macrocephalites cf. macrocephalus</i> (Schlot.)		*		
62.	<i>Macrocephalites cf. pavlowi</i> Smorodina				4/2

Слабой стороной публикаций, посвященных юрским отложениям бассейна р. Сысолы, было почти полное отсутствие изображений окаменелостей. До недавнего времени в литературе было изображено только 9 видов келловейских аммонитов из бассейна р. Сысолы, а многие из определений аммонитов, приведенных Худяевым и другими авторами значительно устарели. В списках фауны большинства слоев наблюдается значительная примесь диахронных видов. Также, как показала практика, характеристика и последовательность слоев, данная Худяевым в сводном разрезе, значительно расходится в деталях с таковыми в конкретных разрезах. Наблюдается лишь общее сходство. Это не позволяет провести биостратиграфическое деление данных

отложений по описаниям Худяева на более детальном уровне, что приводит к необходимости их переизучения.

В течение 2000-2001 гг. автором был переизучен разрез у с. Вотча в южной и северной части, где обнажаются различные горизонты келловея (Киселев, 2006). В результате выявлена последовательность из 17 аммонитовых комплексов, в интервале стандартных западноевропейских зон Koenigi нижнего келловея – Coronatum среднего. Установлены 4 стандартные зоны и 4 подзоны, выделено 5 новых биогоризнтов *tcheffkini*, *milashevici khudyaevi*, *milashevici milashevici*, *praestenolobum*, *stenolobum*. Среди аммонитов в большинстве комплексов найдены виды, характерные для келловея как Центральной России, Западной Европы так и, одновременно, для Арктического бассейна. Выделен новый подвид *Cadoceras (Rondiceras) milashevici khudyaevi*.

В работе автора недостаточно разработано биостратиграфическое расчленение низов келловея - зоны Elatmae. Этот пробел был в значительной мере восполнен в работе Гуляева и Ипполитова (2016), где дана первая модель инфразонального расчленения зоны Elatmae в данном районе. Авторами выделено три биогоризонта - *primaevum* (= *frearsi* в данной работе), *elatmae* и новый, предварительно выделенный биогоризонт *vasily*.

---

Разрезы в районе с. Вотча расположены на правом берегу Сысолы в уступе очень высокого, до 30 м, коренного берега, который подходит непосредственно к реке вблизи села (рис. 2.2.4). Берег постепенно понижается к югу и выполаживается через 1,5 км. Обнажения коренных пород расположены на всем протяжении уступа. В северной его части, непосредственно у с. Вотча, разрез осложнен сильными оползнями и юрские отложения вскрываются только в оврагах. Здесь представлены все, развитые в этом месте, ярусы юры, причем, наименее закрыты оползнями слои от среднего келловея до кимериджа. В южной половине берегового склона, напротив пос. Ляпин, верхняя часть юры срезана эрозией и обнажаются только отложения бата и нижнего келловея. Ниже приводятся описания двух разрезов, из южной и северной части уступа.

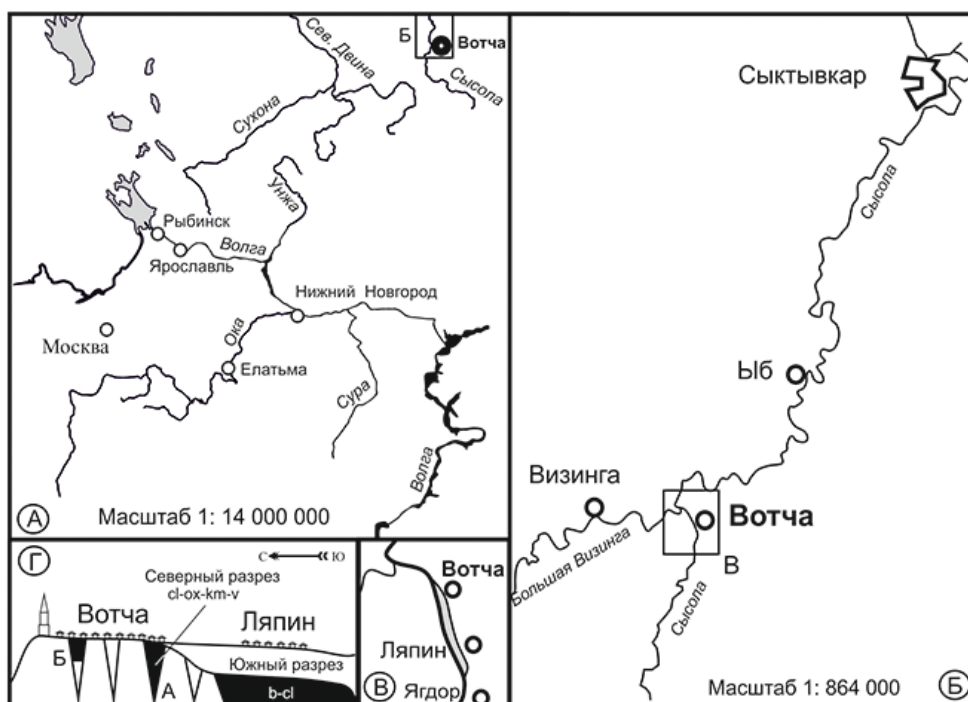
#### Южный разрез

Непосредственно от уреза воды на протяжении около 500 м можно наблюдать следующую последовательность слоев (снизу вверх):

##### **Нижний-верхний бат**

**Слой 1.** Песок мелкозернистый светло-охристый с конкрециями темно-бурого песчаника (размер 0,1-0,5м/0,05-0,2м), часто переполненного остатками

углефицированной древесины. Конкреции образуют отчетливый горизонт в 2,5 м от кровли. Мощность слоя от уреза воды до 6 м.



**Рис. 2.2.4.** Схема расположения разрезов в районе с. Вотча. Фигуры А, Б, В расположены в последовательности уменьшения картографического масштаба. На фиг. Г показано расположение оврагов и разрезов у с. Вотча и пос. Ляпин во фронтальном профиле берега р. Сысола. Обнажения коренных пород обозначены черным цветом (из [Киселев, Рогов, 2006]).

### Нижний келловей, зона *Elatmae*

**Слой 2.** Алеврит или глина алевритистая буровато-серого цвета с конкрециями плотного известковистого алеврولита, покрытыми рыжей лимонитовой коркой. Конкреции образуют два горизонта. Нижний горизонт проходит в середине слоя, на 3 м выше кровли, и состоит из очень крупных дисковидных конкреций до 1,5 м в диаметре, в среднем 0,5-0,8 м/0,15-0,3 м. Верхний горизонт проходит непосредственно в кровле и состоит из небольших конкреций 0,1-0,3 м/0,05-0,2 м. Окаменелости встречаются исключительно редко и только в конкрециях. Все они представлены полураздавленными ядрами. В нижнем горизонте конкреций найдены аммониты *Pseudocadoceras* (*Costacadoceras*) ex gr. *mundum* (Sas.) и, по данным Гуляева и Ипполитова (2016), *Cadoceras primaevum* Sas. (= *C. frearsi* (Orb.), здесь), а в верхнем (ibid.) - *Cadoceras elatmae* (Nik.). Нижняя граница слоя резкая, часто волнистая. Мощность слоя до 6 м.

**Слой 3.** Песок крупнозернистый, местами гравелистый, с хорошо окатанными зернами, зеленовато-бурый, иногда рыжеватый. Нижняя и верхняя границы слоя резкие. Мощность 0,1 м.



Рис. 2.2.5. Распределение аммонитов и биостратиграфическое расчленение в северном разрезе на р. Сысоле у с. Вотча. Цена деления линейки мощности равна 0,5 м. Литологические обозначения: 1 - глина слоистая; 2 - глина неслоистая; 3 - алеврит; 4 - мергель, 5 - «рухляк» алеврито-глинистый; 6 - находки не переотложенных аммонитов; 7 - находки аммонитов из горизонтов конденсации.

**Слой 4.** Глина буровато-серая плотная неяснослоистая, мелкослюдястая с редкими ореховидными конкрециями пирита и фосфатизированного мергеля. Аммониты

встречаются в глине и представлена редкими отпечатками с остатками раковинного слоя. Для нижней части слоя в работе Гуляева и Ипполитова (2016) указан комплекс аммонитов *Cadoceras vasily* Gulyaev [MS], *Pseudocadoceras* cf./aff. *mundum*, *Toricellites* cf. *unzhensis* (Mitta), *Macrocephalites* cf. *pawlowi* Smorodina. Мощность до 4 м.

Слой 1 принадлежит к верхней части сысольской свиты, выделенной, на основании отличий литологических признаков и споро-пыльцевых комплексов в самостоятельную свиту - очейскую (Розанов, 1986). Позднее ее ранг был понижен до пачки (Унифицированная схема..., 1993). Очейская пачка имеет широкое распространение в бассейнах рек Сысолы, Яренги, Лузы и Мезенской Пижмы. В. И. Розанов параллелизует ее с зоной *Arcticoceras ischmae*, широко развитой в бассейне р. Печоры. В настоящее время зона *Ischmae* рассматривается как верхняя зона нижнего бата (см. гл. 2.1).

Слои 2-4 трансгрессивно залегает на очейской пачке с признаками продолжительного перерыва и соответствуют чуркинской свите. Возраст слоя уверенно определяется зоной *Elatmae* нижнего келловея по присутствию вида-индекса и других реперных видов данной зоны. Зона *Elatmae* включает, как минимум, два биогоризонта (*frearsi* и *elatmae*), но не исключено, что ее инфразональный объем в разрезе больше указанного. В данной работе провизорный биогоризонт *vasily* не принят, поскольку его самостоятельность недостаточно доказана и номенклатурно не оформлена, поэтому слой 4 рассматривается как часть биогоризонта *elatmae*.

Вышележащие слои расположены в кровле разреза, и представлены глинами с конкреций мергеля, в которых Гуляевым и Ипполитовым (2016) найдены характерные аммониты зоны *Koenigi*. В северном разрезе у с. Вотча аналогичные слои расположены в 5 м ниже кровли келловея и содержат аналогичную фауну аммонитовую фауну (см. ниже).

#### Северные разрезы

В северных разрезах, в отличие от южного, обнажаются уже все подъярусы келловея и более верхние ярусы юры. Их можно наблюдать только в вершинах оврагов и только после серьезных расчисток. Наиболее полную расчистку удалось сделать в 1998 и 2001 г. в третьем, предпоследнем овраге от начала села (разрез А), и первом овраге (разрез Б) (рис. 2.2.4.г). В них, в 15 м выше уреза воды, снизу вверх, наблюдается следующая последовательность слоев (рис. 2.2.5):

#### **Нижний келловей, зоны *Koenigi* – *Calloviense***

**Слой 1.** Глина буровато-серая плотная неяснослоистая с небольшими лепешковидными конкрециями плотного серого мергеля. Конкреции образуют горизонт в 0,2 м ниже кровли. Видимая мощность 0,5 м.

**Слой 2.** Глина тонкоалевритистая зеленовато-серая плотная неяснослоистая. В подошве наблюдается прослой с плотно расположенными гороховидными конкрециями серого мергеля, среди которых встречаются крупные (до 0,5м/0,2 м) конкреции того же состава. Конкреции окружены мягкой оболочкой, постепенно переходящей в глину. В конкрециях найдены редкие аммониты *Chamoussetia* sp., *Keplerites* (*Gowericeras*) cf. *gowerianus* (Sow.). В кровле слоя проходит горизонт небольших овальных конкреций серого мергеля с *Sigaloceras calloviense* (Sow.), *Cadoceras* (*Cadoceras*) *geerzense* (Behrendsen). Глина изобилует остатками двустворчатых, из которых доминируют *Pleuromya*, *Nuculoma* и *Nanogyra*. Аммониты встречаются редко и они сильно деформированы. В середине слоя найден *Keplerites* (*Gowericeras*) cf. *curtilobus* (Buckm.), в 0,3 м от подошвы - *Keplerites* cf. *galilaei* (Buckm.). Мощность слоя 2-3 м.

**Слой 3.** Глина алевритистая, переходящая в алеврит, зеленовато-серая плотная неяснослоистая с лепешковидными конкрециями серого мергеля. В конкрециях найдены *Cadoceras* (*Rondiceras*) *tscheffkini* (Orb.) (табл. 44, фиг. 7, 8). В основании слоя, в глине, найдено раздавленное ядро *Kosmoceras* (*Catasigaloceras*) sp. Мощность до 0,3 м.

**Слой 4.** Глина алеврито-песчанистая, переходящая в песок мелкозернистый глинистый, голубовато серая. В центре слоя проходит горизонт крупных конкреций темно-серого песчанистого мергеля (до 0,5м/0,2м), рядом с которыми найдено гнездовидное скопление аммонитов, до 30 шт, представленные одним видом *Cadoceras* (*Rondiceras*) *milashevici khudyaevi* Kiselev (табл. 43, фиг. 1-3). В кровле слоя расположен горизонт с гороховидными конкрециями пиритизированного алевролита или песчаника с *Cadoceras* (*Rondiceras*) *milashevici* (Nik.), *Pseudocadoceras homoeomorphum* Kiselev (табл. 43, фиг. 7, 8), *Ps.* (*Novocadoceras*) *suraense* (Sas.), (табл. 43, фиг. 9, 10). Мощность 0,8 – 1 м.

**Слой 5.** Глина голубовато-серая плотная неяснослоистая с крупными и мелкими конкрециями фосфатизированного мергеля, имеющими темно-коричневую окраску на изломе. В конкрециях найдены аммониты *Cadoceras* (*Rondiceras*) *milashevici milashevici* (Nik.) (здесь: табл. 43, фиг. 4-6), *Pseudocadoceras cuneatum* Sas., *Anaplanulites submutatus* (Nik.), *Grossouvria* ex gg. *popilanica* (Krenk.). Мощность слоя 0,2-0,5 м.

#### **Средний келловей, зона Jason**

**Слой 6.** Глина алевритистая бурая или буровато-серая, охристая, с прослоем сконцетрированных раковин, расположенным вблизи подошвы. Раковины беспорядочно ориентированы, в местах наиболее плотных скоплений образуют небольшие конкреции бурого песчанистого мергеля, плавно переходящего в окружающую глину. В прослое найдены аммониты *Kosmoceras* (*Gulielmites*) *jason* (Rein.) (табл. 45, фиг. 13, 14),

*Gulielmiceras (Gulielmiceras) jenceni* (Teis.), *Cadoceras (Rondiceras) milashevici pura* Vor., *C. (Protolongaeviceras) arcticoides* Kiselev et Meledina (табл. 45, фиг. 11, 12), *Pseudocadoceras cuneatum* Sas. var., *Ps. (Costacadoceras) nanseni* (Pomp.), *Anaplanulites submutatus* (Nik.). Нижняя граница неровная, образует глубокие, до 10 см, вертикальные изгибы. Мощность 0,15 – 0,2 м.

### **Зона Coronatum**

**Слой 7.** Алеврит глинистый рыжий, местами переходящий в плотный железистый алевролит. Аммониты представлены деформированными ядрами. Найдены *Ps. nanseni* (Pomp.). Мощность 0,2-0,25 м.

**Слой 8.** Глина песчанистая серовато-бурая или серая с прослоем в центре слоя скоплений раковин беспозвоночных. Здесь же часто встречаются крупные (0,2м/0,5м) конкреции плотного серого мергеля, покрытые снаружи красной железистой коркой. В конкрециях найдены *Kosmoceras (Gulielmites) obductum* (Buckm.) (табл. 44, фиг. 1-4), *Gulielmiceras (Gulielmiceras) cf. complanatum* (Tint.), *Longaeviceras praestenolobum* Kiselev et Meledina (табл. 48, фиг. 1; табл. 49, фиг. 3-5), *Platylongoceras cf. macellum* (Kiselev). Мощность слоя до 0,5 м.

**Слой 9.** Алеврит, переходящий в алевролит, сильно ожелезненный, ярко рыжий, неслоистый, кусковатый. Аммониты представлены деформированными ядрами, в основном *Kosmoceras (Zugokosmoceras) effulgens* (Buckman) (табл. 48, фиг. 2), *Longaeviceras stenolobum* (Keys.) emend (Nik.) (табл. 45, фиг. 9,10; табл. 46, фиг. 3,4; табл. 48, фиг. 1). Мощность 0,3-0,4 м.

### **Средний оксфорд, рона Densiplicatum**

**Слой 10.** Алеврит «фрухляковый», неравномерно рассыпающийся, беловато-серый с прослоями зеленовато-серой глины и конкрециями белого крепкого алевролита, который местами образует караваеобразные прослои. В глине найдены *Subvertebriceras densiplicatum* (Boden), *Cardioceras (Maltoniceras) ex gr. maltonense* (Young et Bird). В подошве слоя часто встречаются окатанные конкреции серого оолитового мергеля, покрытые остатками обрастающей фауны, в основном *Nanogyra* и *Serpulidae*. Наблюдается несколько типов конкреций, имеющих небольшие литологические и различные комплексы аммонитов: 1) *Kosmoceras (Zugokosmoceras) crassum* Tint., *Gulielmiceras (Gulielmiceras) cf. complanatum* (Tint.), *Longaeviceras cf. alpha* Kiselev (табл. 45, фиг. 5-8), *Cadoceras postelatmae* Sasonov, *Platylongoceras cf. macellum* Kiselev, *Erymnoceras cf. coronatum* (Brug.); 2) *Kosmoceras (Zugokosmoceras) posterior* Brinkm., *Longaeviceras alpha* Kiselev, *Percacosticeras callomoni* (Kiselev), *Erymnoceras cf. doliforme*

(Roman) (табл. 45, фиг. 15, 16); 3) *K. (Zugokosmoceras) phaeinum* (Buckm.), *L. lahuseni* Bodyl.; 4) *Longaeviceras nikitini* (Sok.). Мощность слоя 0,2-0,4 м.

Слой 1 данного разреза литологически и по положению аналогичен слою 4 южного разреза. Поэтому, несмотря на отсутствие определенной фауны его возраст определяется как зона Elatmae. Слой 2 содержит аммонитовую фауну, типичную для зоны Koenigi. Присутствие *Chamoussetia* sp., *Keplerites (Gowericeras) cf. gowerianus* (Sow.), характерных для нижней части слоя, *K. (G.) cf. curtilobus* (Buckm.) и *K. (G.) cf. galilaei* (Buckm.), распространенных в верхних его горизонтах, позволяет установить здесь зону Koenigi в полном объеме западноевропейских подзон Gowerianus, Curtilobus и Galilaei (Callomon et al., 1988, Page, 1989, Thierry et al., 1997 и др.). В кровле слоя 2 по виду-индексу устанавливается зона *Sigaloceras calloviense*. Она соответствует только нижней подзоне Calloviense западно-европейской шкалы (таб. 2.2.2.).

Слои 3-5 характеризуются обильной аммонитовой фауной, в основном, представленной кардиоцератидами. Все они являются характерными видами, главным образом, биогоризонтов подзоны *Catasigaloceras enodatum*, как это было установлено ранее для Центральной России (Киселев, 2001а). Единственный деформированный образец, близкий к виду-индексу подзоны, найден только в основании слоя 3. Плохая сохранность не позволила определить его видовую принадлежность, важную для установления биогоризонта, однако присутствие *Cadoceras tscheffkini* (Orb.), характерного для двух нижних биогоризонтов подзоны Enodatum Центральной России, позволяет соотносить слой 3 с биогоризонтами *Proplanulites fracidus* и *Catasigaloceras enodatum crispatum* (по Киселев, 2001а). Отсутствие достоверных видов-индексов этих биостратонов в разрезе приводит к необходимости выделения нового биогоризонта с видом-индексом *Cadoceras tscheffkini* (Orb.). Выделяемый здесь биогоризонт *Cadoceras tscheffkini* включает конкреционный горизонт слоя 3.

В слоях 4 и 5 данного разреза также не найдены виды-индексы биостратонов, установленных по космоцератидам. Аммониты, в основном, представлены различными видами кардиоцератид, из которых значительно преобладает *Cadoceras milashevici* (Nik.). В Центральной России этот вид распространен в двух верхних биогоризонтах подзоны Enodatum (*enodatum enodatum* и *enodatum aeeta*) и в подзоне Medea зоны Jason (Киселев, 2001). В связи с таким широким вертикальным распространением вида целесообразно выделить биогоризонты по его хроноподвидам. В слоях 4 и 5 найдены ранняя и поздняя хроновариации *C. milashevici* - *C. milashevici khudyaevi* и *C. milashevici milashevici*. На основе этих подвигов автором (Киселев, 2006) были выделены биогоризонты *milashevici*



*khudyaevi* (слой 4) и *milashevici milashevici* (слой 5). Первый из них примерно совпадает с биогоризонтом *enodatum enodatum*, т.е. целиком располагается в подзоне Enodatum. Второй биогоризонт параллелизуется, как минимум, с верхней частью подзоны Enodatum (биогоризонт *enodatum aeeta*) и подзоной Medea. В соответствии с этим, более точно «привязать» слой 5 к космоцератидным биостратонам достаточно трудно. Но по ряду признаков (отсутствие в слое поздних разновидностей *Pseudocadoceras cuneatum* Sas., характерных для подзоны Medea, и наличие признаков значительного перерыва в кровле слоя) слой 5 предположительно отнесен к подзоне Enodatum.

Вышележащие слои 6-9 содержат обильную и разнообразную фауну аммонитов, в которой присутствуют, наряду с кардиоцератидами, и космоцератиды, в т.ч. и виды-индексы среднекелловейских биостратонов стандартной шкалы. Это позволяет здесь установить зону Jason (слой 6) и подзону Obductum (слои 7, 8, 9). В зоне Jason присутствует только поздний хроноподвид *Kosmoceras (Gulielmites) jason* (Rein.) – *K. (G.) jason jason* (Rein.), что позволяет установить в ней лишь верхний в подзоне биогоризонт *jason jason*. В подзоне Obductum вид-индекс подзоны найден лишь в слое 8, на основе чего здесь устанавливается биогоризонт *obductum*.

В слое 9 космоцератиды найдены только в разрезе Б - *K. (Z.) effulgens* (Buckman) - характерный представитель биогоризонта *crassum* подзоны Obductum. Вид-индекс *Kosmoceras crassum* Tint. найден в более высоком слое 10 в переотложенном виде. Аммониты слоя 9 занимают промежуточное положение между аммонитами биогоризонта *obductum* и биогоризонта *crassum* и, возможно, характеризуют самостоятельный инфразональный уровень. В слоях 8 и 9 наблюдается смена двух филогенетически близких видов *Longaeviceras praestenolobum* Kiselev et Meledina и *Longaeviceras stenolobum* (Keys.) emend (Nik.). Оба вида весьма характерны для севера Европейской России и зачастую не встречаются совместно с космоцератидами, как это и наблюдается в слое 9. В связи с этим по вышеупомянутым видам удобно выделять альтернативные биогоризонты. Соответственно, слой 8 относится к биогоризонту *praestenolobum* (альтернативному биогоризонту *obductum*), а слой 9 – к биогоризонту *stenolobum*.

Граница между слоями 9 и 10 имеет множество признаков перерыва. Среди сконденсированных конкреций четырех типов (см. выше) первый тип содержит фауну биогоризонта *crassum* подзоны Obductum. Вторая разновидность конкреций характеризуется аммонитами подзоны Grossouvrei. Третий тип конкреций содержит фауну аммонитов (в т.ч. и вид-индекс) подзоны Phaeinum верхнего келловья стандартной шкалы. В четвертом типе конкреций найден только один вид-индекс бореальной зоны

*Longaeviceras nikitini* верхнего келловея. Среди сконденсированных конкреций не найдены нижнеоксфордские аммониты.

Изучение разреза по простиранию обнаружило сильную латеральную изменчивость слоев, осложненную гляциодислокациями и оползнями. В третьем овраге, в 50 м (ближе к вершине) от разреза А обнаружен выход аналогичных слоев с той же последовательностью фаун, но с несколько иной литологической характеристикой пород (разрез А'). Все слои келловея и оксфорда были почти лишены лимонита и насыщены глауконитом, отчего все породы имеют белесоватую окраску с активной примесью зеленых или голубых оттенков. Ниже приводится описание разреза .

#### **Нижний келловей, зона *Calloviense***

**Слой 1.** Глина коричневатая-серая светлая плотная неслоистая. В кровле найден *Cadoceras (Cadoceras) geerzense* (Behrendsen). Видимая мощность 0,5 м.

**Слой 2.** Мергель серый, с буроватой коркой снаружи, плотный, оскольчатый. Вероятно представляет собой большую конкрецию лепешковидной формы, размером до 3 м. Мощность до 0,3 м.

**Слой 3.** Алеврит, переходящий в алевритистую глину, голубовато-зеленовато-белый или светлосерый, глауконитовый. Ближе к кровле порода становится крепкой и вязкой и местами переходит в алевролит. В кровле проходит горизонт конкреций фосфатизированного алевролита с *Cadoceras milashevici milashevici* (Nik.). Мощность до 0,7 м.

#### **Средний келловей, зона *Jason***

**Слой 4.** Глина алевритистая голубовато-зеленовато-серая глауконитовая неяснослоистая. Слой переполнен крупными двустворками, в основном *Nanogyra* и *Astarte*, и белемнитами *Pachyteuthis* cf. *cuneata* Gust. Аммониты представлены деформированными ядрами, из которых определены *Kosmoceras (Gulielmites) jason* (Rein.), *Cadoceras (Rondiceras) cf. pura* Vor., *C. (Protolongaeviceras) arcticoides* Kiselev et Meledina, *Ps. (Costacadoceras) cf. nanseni* (Pomp.). Нижняя граница слоя неровная и резкая. Мощность слоя 0,25 м.

#### **Зона *Coronatum***

**Слой 5.** Глина алевритистая синевато-серая с рыжеватыми примазками, неяснослоистая. В слое наблюдается два горизонта конкреций плотного серого мергеля. В нижнем горизонте найден *Longaeviceras praesteno lobum* Kiselev et Meledina. Из верхних конкреций определены аммониты *Longaeviceras stenolo bum* (Keys.) emend (Nik.) (здесь, табл. 45, фиг. 9, 10) и *Platylongoceras macellum* Kiselev. Мощность 0,25-0,5 м.

---

В келловее бассейна р. Сысолы в интервале зона Koenigi нижнего келловея – зона Coronatum среднего выявлено не менее 16 инфразональных уровней (из них три в сконденсированном виде), на основе которых установлено большинство биостратиграфических подразделений, характерных для келловея Центральной России, Западной Европы и Бореально-Атлантической области в целом (таб. 2.2.2). Виды бореального семейства аммонитов *Cardioceratidae* преобладают в аммонитовых комплексах, а в отдельных интервалах (верхи зоны *Calloviense* - низы подзоны *Jason*) являются единственными представителями аммонитов. Это привело к необходимости использования для биостратиграфического расчленения альтернативной инфразональной шкалы.

**Табл. 2.2.2.** Схема биостратиграфического расчленения келловея в разрезах у с. Вотчи в единицах биостратиграфической шкалы Европейской России. Пунктирными линиями показано предполагаемое сопоставление.

подъярус	зона, подзона	биогоризонт шкалы Европейской России			
		ИУ	основная шкала	альтернативная шкала	
в.к	Athleta	c29	?	<i>Longaeviceras nikitini</i> (сконд.)	
		c27	<i>Kosmoceras phaeinum</i> (сконд.)	<i>Longaeviceras lahuseni</i> (сконд.)	
ср. кел.	Coron.	Grossouvrei	c25	<i>Kosmoceras posterior</i> (сконд.)	<i>Longaeviceras alpha</i> (сконд.)
		Obductum	c24	<i>Kosmoceras crassum</i>	<i>Longaeviceras stenolobum</i>
	c23		<i>Kosmoceras obductum</i>	<i>Longaeviceras praestenolobum</i>	
	Jason	c22	<i>Kosmoceras jason jason</i>		
нижний келловей	Calloviense	Enodatum	c17-c21	?	<i>Cadoceras milashevici milashevici</i>
			c16-17	?	<i>Cadoceras milashevici khudyaevi</i>
			c15-16	?	<i>Cadoceras tscheffkini</i>
		Micans	c14	нет отложений	
	Calloviense	c13	<i>Sigaloceras calloviense</i>		
	Koenigi	c12	<i>Kepplerites galilaei</i>		
		c11	<i>Kepplerites curtilobus</i>		
		c10	<i>Kepplerites gowerianus</i>		
	Elatmae	c4	<i>Cadoceras elatmae</i>		
		c3	аммониты не найдены		
c2		<i>Cadoceras frearsi</i>			

### Бассейн р. Унжи

#### Черменино

Разрез у д. Черменино, расположенный на правом берегу р. Унжи вблизи ныне исчезнувших сел Горка и Архангельское, является одним из наиболее полных разрезов нижнего и среднего келловея Кологривского района Костромской области. Единственное его описание дано в работе (Киселев, 1999), где устанавливается непрерывная последовательность западно-европейских стандартных зон и подзон келловея в интервале

зон Koenigi – Jason, приводится детальная палеонтологическая характеристика установленных биостратонов и предлагается рассматривать данный разрез как опорный.

К основным достоинствам разреза, на основе которых он выделяется как опорный, относятся следующие:

1. Отсутствие существенных седиментационных перерывов. Осадочная толща мощностью около 20 м представлена монотонной последовательностью песчаных слоев, в которой не наблюдается резкой смены литологических признаков.

2. Биостратиграфическая последовательность не содержит различимых пропусков в интервале зон Koenigi (в объеме подзон *Curtilobus* и *Galilaei*), *Calloviense* и Jason.

3. Среди аммонитов в разрезе особенно хорошо представлена филогенетическая последовательность макро- и микроконховых кадоцератин (линия *Cadoceras* (*Rondiceras*) и *Pseudocadoceras* группы *Ps. cuneatum*), которая также не содержит пропусков на уровне видов и даже подвидов. Эти группы кадоцератин включают важнейшие руководящие виды келловея, в первую очередь, Европейской России, а также Западной Европы и Арктики. Пожалуй, на сегодняшний день разрез у д. Черменино является единственным, где прослеживается вся полная последовательность этой филогенетической линии. На ее основе разработана параллельная инфразональная шкала келловея (Киселев, 2005; 2006), применимая для значительных территорий Панбореальной надобласти.

К сожалению, в первом описании разреза (Киселев, 1999) были допущены серьезные ошибки в биостратиграфическом расчленении. Ключевая ошибка состояла в неправильном определении единственного образца *Kosmoceras* из конкреций слоя 12 на отметке 15 м от подошвы разреза и нескольких образцов того же рода из слоя 13. Они были определены как *K. obductum* (Buckman), и, соответственно, данный интервал, представляющий около половины мощности разреза, был отнесен к подзоне *Obductum* зоны *Coronatum* среднего келловея. Вскоре после выхода упомянутой публикации данные образцы были переопределены как *K. medea* Callomon и изображены в другой работе (Киселев, 2001а, т. 1, ф. 11, 13, 14). Соответственно, возраст слоев 12 и 13 изменился – они были отнесены к подзоне *Medea* зоны Jason, а зона *Coronatum* в разрезе отсутствует. Ошибка в определении объясняется тем, что *K. obductum*, как результат частичного брадигенеза предкового *K. jason* (Rein.), во многом сходен с *K. medea* на стадии конечной жилой камеры.

Ошибка в размере одной зоны является весьма существенной, и первоначально это достаточно сильно исказило представления о хронологической последовательности развития кадоцератин в среднем келловее, поскольку она основана на стандартной космоцератидной шкале. Ошибка была распознана достаточно быстро, что было учтено в

последующих публикациях, посвященных биостратиграфии келловея и филогении кадоцератин (Киселев, 2001а,в), однако, исправлений в описании разреза не было сделано ни в одной публикации.

С момента выхода первой публикации, посвященной этому разрезу, существенно изменились как модель стратиграфического расчленения келловея, в первую очередь введением инфразональной шкалы, так и представления о систематике и филогении руководящих аммонитов. Соответственно, назрела необходимость в ревизии разреза, которая приводится в провизорной форме в (Киселев, 2013). Материалом для этого послужили как старые полевые данные, собранные в 1992-1998 г., так и новые (за 2005-2010 г.), благодаря которым были уточнены определения аммонитов, их стратиграфическое распространение, мощности слоев, литологические характеристики и другие признаки.

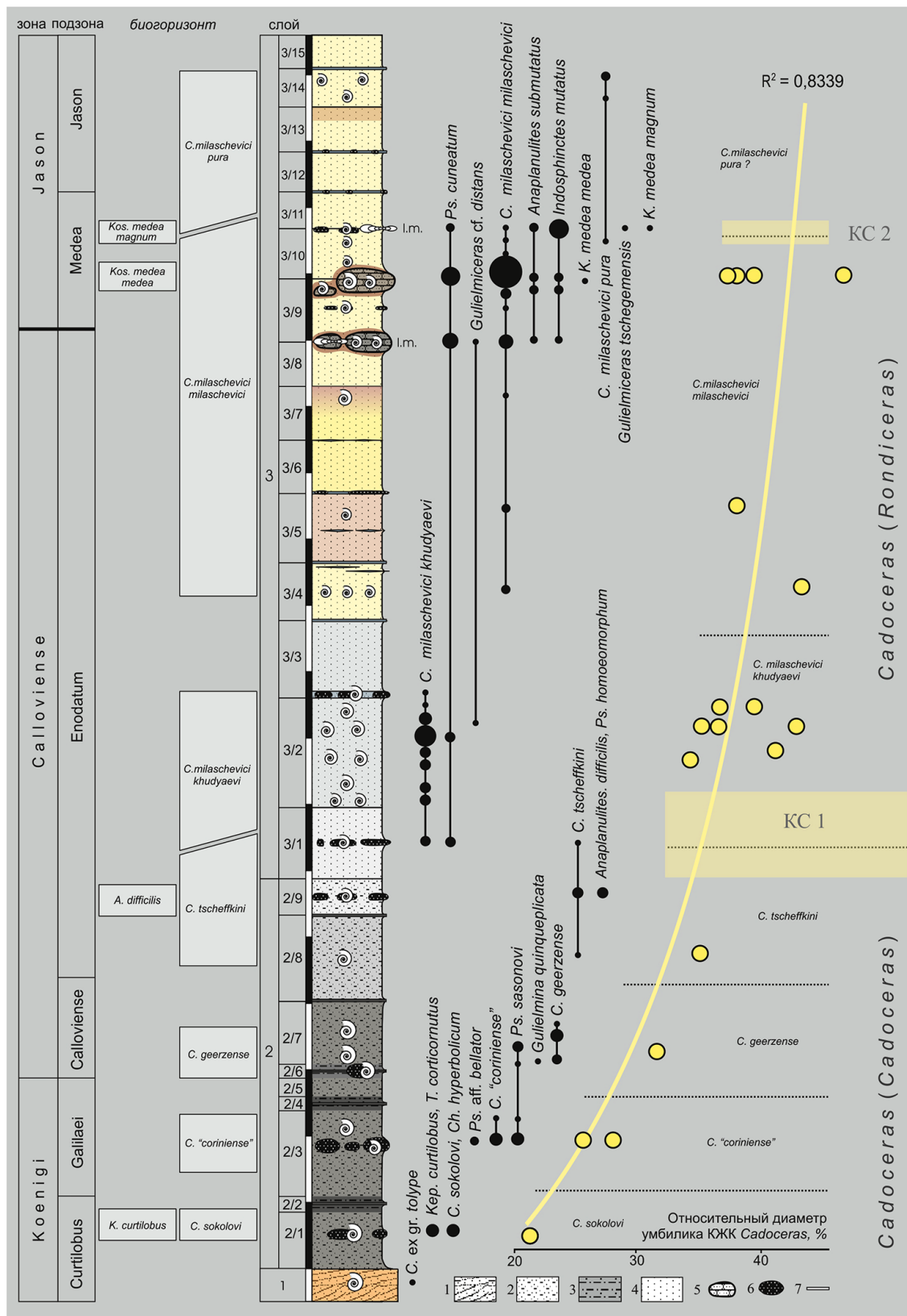
Разрез начинается слоем косослоистого песчаника, ярко рыжего (слой 1, рис. 2.2.6), с частыми остатками обугленной древесины и редкими песчанистыми ядрами аммонитов, определенных в открытой номенклатуре. Выше идет толща монотонных песков мелкозернистых, алевритисто-глинистых, рыхлых, мощностью 19-20 м (слои 2, 3), отделенная от слоя 1 выраженным перерывом. Внутри толщи резких литологических границ не наблюдается, все седиментологические изменения носят плавный характер. Она делится две пачки (2 и 3) и 24 слоя (см. рис. 2.2.6). Пачка 2 отличается от пачки 3 повышенной глинистостью, причем примесь мелко- и мелкозернистых фракций плавно уменьшается вверх по разрезу и граница между пачками проводится достаточно условно.

Слои выделяются по тончайшим изменениям цвета, конкреционным горизонтам и тонким глинистым линзующимся прослойкам.

#### **Нижний келловей, зона Koenigi**

**2/1** (бывш. слой 2 (Киселев, 1999)). Песок буровато-серый мелкозернистый слюдистый с небольшими (до 0,2м) шаровидными конкрециями черного, или темно-бурого фосфатизованного песчаника, часто переполненными фауной. Аммониты: *Kepplerites curtilobus* (Buckm.), *Toricellites approximatus* Buckm., *T. corticornutus* Buckm., *Chamoussetia hyperbolicum* (Leckenby), *Cadoceras (Cadoceras) sokolovi* Kiselev, *Pseudocadoceras (Pseudocadoceras) cf. boreale* Buckm., *Ps. (Costacadoceras) sp. indet.* Мощность 1,2 м.

**2/2** (бывш. слой 3). Песок темно-серый, до черного, глинистый, мелкозернистый с небольшими, гороховидными, конкрециями красно-бурого лимонита. Мощность 0,2 м.



**Рис. 2.2.6.** Разрез келловя у д. Черменино (из [Киселев, 2013]). Справа – схема разреза. Литологические обозначения: 1 - песок косослоистый; 2 – песок глинисто - алевритистый; 3 – песок сильно глинистый; 4 – песок; 5 - конкреции песчаника; 6 – конкреции фосфатизированного песчаника; 7 – маркирующие глинистые прослои. I.m. – маркирующий горизонт с крупными раковинами *Indosphinctes mutatus*. Единица деления измерительной линейки 1м. Слева – график изменения относительного диаметра умбилика *Cadoceras* в разрезе. Для измерения использовались только экземпляры с конечной жилой камерой (КЖК), собранные *in situ*. KC 1 – качественное событие полной редукции скульптуры, KC 2 - качественное событие появления гладкой пупковой воронки. Желтые прямоугольники показывают интервал KC в разрезе.

**2/3** (бывш. слой 4). Песок серовато-бурый мелкозернистый слюдистый с железистыми прослоями. В верхней половине слоя найдены конкреции железистого, местами фосфатизованного, песчаника с *Cadoceras (Cadoceras) aff. sokolovi* Kiselev (cf. "*C. coriniense*" Callomon), *C. (C.)*, *Pseudocadoceras (Costacadoceras) aff. bellator* Kiselev. Мощность 1,15 м

**2/4** (бывш. слой 5). Песок темно-серый глинистый мелкозернистый с гороховидными лимонитовыми конкрециями. В центре слоя проходит маркирующая тонкая черная глинистая прослойка. Мощность 0,25 м.

**2/5** (бывш. слой 6). Песок серый мелкозернистый слюдистый. Мощность 0,4 м.

### **Зона Calloviense**

**2/6** (бывш. слой 7). Песок темно-серый мелкозернистый, глинистый, с черным глинистым прослоем в подошве. В слое встречены конкреции плотного сидерита, местами пиритизированного, переходящего в фосфатизофаный песчаник, переполненные деформированными аммонитами. Среди последних определены: *Cadoceras (Cadoceras) geerzense* (Behrendsen), *Pseudocadoceras sasonovi* Kiselev, *Gulielmina quinqueplicata* Buckman. Мощность 0,25 м

**2/7** (бывш. слой 8). Песок мелкозернистый, слегка глинистый и алевритистый, светлый, буровато-серый с примазками серых и охристых тонов, рыхлый, неяснослоистый, слабослюдистый. В кровле расположена прослойка сильно-глинистого песка. В подошве и в середине слоя найдены фосфатизированные ядра *Cadoceras tsheffkini* (Orb.). Мощность 1,6 м.

**2/8** (бывш. слой 10, нижняя часть). Песок, как и в пачке 2/7. В средней части найден *Cadoceras tsheffkini* (Orb.). Мощность 1,26 м.

**2/9** (бывш. слой 10, средняя часть). Песок, как и слое 2/7. В середине слоя проходит горизонт конкреций (20x15x15 см) песчаника сильно фосфатизированного, темно-бурого или черного с аммонитами в виде раздавленных ядер. Найдено 3 конкреции в интервале 1 м. В них определены: *Cadoceras tsheffkini* (Orb.), *Anaplanulites difficilis* (Buckm.), *Pseudocadoceras homoeomorphum* Kiselev. Мощность 0,55 м.

**3/1** (бывш. слой 10, верхняя часть). Песок, как и в слое 2/7, но слегка более глинистый, буровато-охристый. В середине слоя найдено 3 конкреции, аналогичных конкрециям из нижележащего слоя, с *Cadoceras tsheffkini* (Orb.) (редко), *C. (Rondiceras) milashevici khudyaevi* Kiselev (часто), *Pseudocadoceras cuneatum* Sasonov. Кровля слоя прослеживается неотчетливо, он плавно переходит в вышележащий слой, который отличается меньшей глинистостью и более светлой окраской. Мощность 1,06 м.

**3/2** (бывш. слой 11). Песок мелкозернистый слабоглинистый, светлый, охристо-серый, рыхлый, неяснослоистый. В подошве встречен горизонт песчанисто-фосфатизированных *C. (R.) milashevici khudyaevi* Kiselev. Аналогичные скопления встречаются и в середине слоя. Ядра раковин расположены кучно, вплотную или на расстоянии 5–10 см. Мощность 1,64 м.

**3/3** (бывш. слой 11, верхняя часть). Песок, как и пачке 3/2. В подошве проходит горизонт конкреций песчаника сильно фосфатизированного (0,5 x 0,15 x 0,05 м), светло или темно бурого, до черного, местами с пиритом, часто переполненных *Protocardia*. Конкреции имеют неправильную разветвленную форму. В них встречены единичные *C.(R.) milashevici khudyaevi* Kiselev.

**3/4** (бывш. слой 12, нижняя часть). Песок мелкозернистый, слабоглинистый, кварцевый, слабослюдистый, неяснослоистый, рыхлый. В кровле наблюдается глинистая прослойка мощностью до 3 см. Местами она образует параллельные линзочки. Мощность 1,06 м.

**3/5**. Песок мелкозернистый, кварцевый, светлый, разбеленно-охристый, рыхлый, неяснослоистый. В кровле располагается горизонт линзочек песка глинистого, серого. Линзочки удалены друг от друга по горизонтали и по вертикали на 5–10 см. В середине пачки встречаются отдельные скопления раковин *C.(R.) milashevici milashevici* (Nik.) разной степени сохранности. Мощность 0,86 м.

**3/6**. Песок, как и в предыдущей пачке, цвета какао с молоком (ЦКМ). В слое наблюдаются цветные примазки лимонита, в середине слоя – выраженная глинистая линзочка. На выветрелой части проявляется косая слоистость, которая не видна при расчистке. В кровле глинистая прослойка переходит в аргиллит железистый, хрупкий, оскольчатый. Ниже аргиллитовой линзы идет ожелезнение песка до рыхлого песчаника. Мощность 1,04 м.

**3/7**. Песок мелкозернистый слабослюдистый, лимонно-разбеленно-желтый со слабовыраженной горизонтальной слоистостью. В кровле слоя заметна тонкая глинистая прослойка, которая сменяется по простиранию белесоватым слоем песка. Мощность 0,8 м.

**3/7**. Песок, как и в предыдущем слое, но в верхней части цвет плавно меняется в сторону ЦКМ, в кровле расположена прослойка песка лимонного-желтого, с рыжими примазками, мощностью в 10 – 15 см. В прослое найден взрослый *C.(R.) milashevici milashevici* (Nik.) (табл. 3, фиг. 2). Мощность 0,8 см.

**3/8**. Песок мелкозернистый, как и в нижележащих слоях. Цвет грязно-белый или пепельно-серый со слабым охристым оттенком и рыжеватыми примазками. В 58 см выше подошвы присутствует горизонт песка ЦКМ, выше которого, в кровле пачки проходит



горизонт конкреций плотного буровато-серого карбонатно-фосфатизированного песчаника (0,5x0,3x0,2 м), покрытых черной железо-марганцевой оболочкой. В них найдены *C.(R.) milashevici milashevici* (Nik.) (много), *Pseudocadoceras cuneatum* Sasonov, *Gulielmiceras cf. distans* (Tintant) (редко). Конкреции встречаются сравнительно редко. На этом же уровне расположен горизонт крупных раковин *Indosphinctes mutatus* (Traut.), ориентированных горизонтально. Раковины хорошей сохранности, заполненные песчаником, как и в конкрециях. Мощность 0,68 м.

### **Зона Jason**

**3/9.** Песок такой же, как и в предыдущем слое. В кровле проходит горизонт с крупными, до 1,5 м, глыбовидными конкрециями очень плотного серого карбонатно-фосфатизированного песчаника, покрытыми черной железо-марганцевой оболочкой. Они аналогичны таковым из предыдущего слоя, но отличаются крупным размером. В них редко встречаются аммониты *Kosmoceras (Gulielmites) medea medea* Callomon (меньше 1% выборки), *C.(R.) milashevici milashevici* (Nik.) (90%) (табл. 3, фиг. 1,3,4), *Pseudocadoceras cuneatum* Sasonov (4-7%), *Indosphinctes mutatus* (Traut.) (1%), *Anaplanulites submutatus* (Nik.) (2-3%), *Grossouvria ex. gr. variabilis* (Lah.) (меньше 1%). В середине пачки (58 см выше подошвы) проходит горизонт мелких конкреций черного фосфатизированного песчаника. Мощность 0,96 м.

**3/10.** Песок такой же, как и в предыдущем слое. В кровле проходит горизонт мелких, ореховидных или картофелевидных конкреций черного фосфатизированного песчаника с *Kos. (G.) medea magnum* Kiselev, *C.(R.) milashevici milashevici* (Nik.), *Ps. cuneatum* Sasonov, *I. mutatus* (Traut.), *A. submutatus* (Nik.). Отдельно от конкреций встречаются крупные раковины *I. mutatus* (Traut.), образующие маркирующий горизонт. В 38 см выше подошвы найден *C. (R.) milashevici pura* Voronetz. Конкреции местами замещаются горизонтом светлоокрашенного глинистого песка, переходящего в нижележащую породу через вертикальные трубочки *Scolithos*. Мощность 0,78 м.

**3/11.** Песок, как и в предыдущем слое. В кровле наблюдается выраженная глинистая прослойка мощностью 1-3 см, в которой проходит горизонт ореховидных или картофелевидных конкреций сильно фосфатизированного черного песчаника. Мощность 0,58 м.

**3/12.** Песок, как и в предыдущем слое, за исключением кровли, где наблюдается тонкая глинистая прослойка, под которой находится горизонт песка ЦКМ мощностью до 10 см. Здесь же встречаются лепешковидные стяжения фосфатизированного песка или песчаника. Мощность 0,6 м.

**3/13.** Песок, как и в предыдущем слое. В кровле располагается горизонт песка ЦКМ мощностью в 5 – 10 см. Мощность 0,68 м.

**3/14.** Песок, как и в предыдущем слое с горизонтом ЦКМ в кровле, в сочетании с глинистой прослойкой. В середине и кровле найдены *C. (R.) milashevici pura* Voronetz. Мощность 0,58 м.

**3/15.** Песок, как и в предыдущем слое, но лимонно-желтого цвета. В подошве цвет более бледный, к середине слоя – интенсивно-лимонный. В слое часто встречаются глинистые *Chondrites*, число которых увеличивается к кровле. Мощность 0,8 м.

В разрезе установлены зоны, подзоны и биогоризонты стандартных шкал нижнего и среднего келловея Западной Европы (Page, 1988; 1989; Callomon et al., 1988) и Европейской России (Митга, 2000; Гуляев, 1999; 2001; 2005; Киселев, 1999; 2001a; 2005; 2006).

Подзона *Curtilobus* Callomon et al. 1988 emend Page 1989 установлена в разрезе по характерному комплексу космоцератид (включая вид-индекс), и кардиоцератид. Среди последних достаточно необычно обильное присутствие *Chamoussetia* (не менее 20% выборки), что более свойственно предшествующей в стандартной шкале подзоне *Gowerianus* Callomon et al., 1988 emend Page, 1989. В Англии редкие *Chamoussetia hyperbolicum* отмечаются в верхней части подзоны, биогоризонте *indigestus* (b) Page 1988. Название последнего Д.Б. Гуляев (Gulyaev et al., 2002) рассматривает как номенклатурно ошибочное, и предлагает заменить его на *curtilobus*. Нами в разрезе установлен этот кепплеритовый биогоризонт в последней редакции.

Остальные подзоны нижнего келловея установлены не по видам-индексам, а остальным видам аммонитового комплекса подзоны – кадоцератинам и перисфинктоидеям.

В подзоне *Galilaei* Callomon et al. 1988 emend Page 1989 найдены только кадоцератины, аналогичные формам из подзоны *Galilaei* Восточной Гренландии, обозначенным Дж. Калломоном как *C. sp. nov. J [coriniense MS]*, но не описанным по правилам МКЗН (Callomon, 1993). По мнению Калломона, им соответствуют экземпляры, рассматриваемые Л.Ф. Спэтом (Spath, 1932) как «английские формы *C. tchefkini*». В Англии из той же подзоны К.Н. Пэйджем изображены экземпляры, морфологически близкие или идентичные нашим, обозначенные как *Cadoceras (C.) sp. nov. D.* (Page, 1988, pl. 18, f. 10, 11).

Подзона *Calloviense* Callomon 1955 в разрезе устанавливается по присутствию двух видов: *Gulielmina quinqueplicata* (рассматривается как микроконх вида-индекса *S.*

*calloviense* (Sow.) и нередко сводится в синонимику последнего (Page, 1988)), и *C. geerzense* (= *C. cf. sublaeve* (Sow.) в (Киселев, 1999)) – характерного вида кадоцератин, приуроченность которого к данной подзоне была доказана В.В. Митта (2000).

Основание подзоны *Enodatum* (Brinkmann 1929; Callomon 1955 emend 1964) проводится в разрезе по появлению первых *C. tsheffkini* (Orb.). Биогоризонт *tsheffkini* Kiselev, 2006 эквивалентен базальным биогоризонтам подзоны *Enodatum*: в Европейской России соответствует нижней части подзоны в объеме биогоризонтов *fracidus* Buckman 1921 emend Kiselev 2001 и *enodatum crispatum* Callomon et al. 1988 emend Kiselev 2001, в Англии - биогоризонтам *enodatum crispatum* (Киселев, 2005; 2006) и *difficilis* Callomon et al. 1988. Последний хорошо выделяется в разрезе в объеме конкреционного горизонта, где экземпляры *A. difficilis* (= *Elatmites cf. elatmaensis* Sas. в (Киселев, 1999)) составляют большую часть выборки.

Подзона *Enodatum* занимает большую часть разреза и выше биогоризонта *difficilis* характеризуется, в основном, только кадоцератинами, причем единственным видом *C. (Rondiceras) milashevici* (= *Cadoceras sysolae* Khud. в (Киселев, 1999)). По распространению его подвидов установлены биогоризонты *milashevici khudyaevi* Kiselev 2006 и *milashevici milashevici* Kiselev 2006, из которых первый в Европейской России предположительно соответствует биогоризонту *enodatum enodatum*, т.е. средней части подзоны. Биогоризонт *milashevici milashevici* эквивалентен верхней части подзоны *Enodatum* и подзоне *Medea* среднего келловоя, поэтому границу нижнего-среднего келловоя можно установить только по космоцератидам.

Подзона *Medea* Callomon 1955 в разрезе надежно устанавливается по виду-индексу подзоны, экземпляры которого ранее (Киселев, 1999) из пачек 3/9 и 3/10 ошибочно определялись как *K. obductum* (Buckman). Установлено (Киселев, 2001a), что эти экземпляры относятся к разным подвидам *K. medea*, на основании чего в разрезе устанавливаются биогоризонты *medea medea* Callomon et al. 1988 emend Kiselev 2001 и *medea magnum* Kiselev 2001. Соответственно, граница нижнего и среднего келловоя поднимается по сравнению с предыдущим вариантом почти на 8 м.

В подзоне *Medea* хорошо выражен своеобразный маркирующий горизонт I.m. – уровень, где часто встречаются крупные, до 0,4-0,5 м, раковины *Indosphinctes mutatus* на стадии конечной жилой камеры, залегающие горизонтально. Он имеет высокий корреляционный потенциал в пределах центральной части Европейской России. Впервые такой горизонт был отмечен в разрезе Макарьев (Киселев, 2001a) и затем прослежен в других разрезах.

В подзоне Jason Callomon 1955 вид-индекс не встречен. Подзона устанавливается по находкам *C. (R.) milashevici pura* - подвида, характерного для верхней части подзоны Jason, биогоризонта *jason jason* Kiselev et Meledina 2004 (Киселев, Меледина, 2004; Киселев, 2005).

*Развитие кадоцератин в разрезе.* Кадоцератины – доминирующая группа аммонитов в разрезе у д. Черменино, составляющая от 80 до 100% аммонитовых комплексов. Это единственная группа, которая встречается во всех слоях. Среди кадоцератин в разрезе наиболее полно прослеживается смена видов и подвигов в филеме *Cadoceras (Cadoceras) - Cadoceras (Rondiceras)*, что позволяет проследить этапы и ключевые моменты морфогенеза в ее развитии. Развитие группы прослеживается одновременно по трем ключевым признакам в выборках нижнего и среднего келловея:

1. *Расширение относительного диаметра умбилика (U%)* на средних и поздних оборотах раковины вплоть до конечной жилой камеры (КЖК). В основном этот процесс проходил на взрослых оборотах и КЖК (см. рис. 2.2.6, диаграмма справа). Минимальное значение U% у раннекелловейских видов составляет около 20%, а к середине среднего келловея иногда превышает 40%.

2. *Редукция скульптуры* вплоть до полного ее исчезновения. Этот процесс происходит плавно, по пути сглаживания ребер и сокращения стадии ребристой раковины, сдвигания ее на все более ранние стадии морфогенеза. Полная потеря скульптуры означает первое качественное событие в филогенезе группы (КС 1), что приводит к появлению подрода *Rondiceras*. Это событие устанавливается у *C. (R.) milashevici khudyaevi* из слоев 3/1 и 3/2 (см. рисунок). В слое 3/2 встречаются образцы со странным проявлением исчезающей ребристости: на одной из боковых сторон раковины скульптура отсутствует, а на противоположной еще сохраняется. Подобная асимметрия хорошо прослеживается на «умболитах» одного экземпляра: правый гладкий, левый слаборебристый. В интервале КС 1 встречаются экземпляры *Rondiceras* как полностью гладкие на всех оборотах, так и сохраняющие слабую струйчатую скульптуру.

3. *Сглаживание пупковой воронки.* Этот процесс происходит резко и лишь при появлении одного подвида - *C. (R.) milashevici pura*. Сглаживание пупковой воронки следует рассматривать как второй качественный скачок (КС 2) в развитии группы (см. рисунок). Он также хорошо наблюдается на «умболитах», которые сохраняются лучше самой раковины. В разрезе КС 2 занимает небольшой пограничный интервал слоев 3/10 и 3/11, где встречаются совместно *Rondiceras* с нормально развитой ступенчатой воронкой, иногда до грубоступенчатых экземпляров, и гладкие формы.

## Макарьев

Разрез у г. Макарьев расположен на правом берегу р. Унжи в южной и северной части города (разрезы Южный Макарьев и Северный Макарьев). Коренные слои представлены отложениями келловейского, оксфордского и кимериджского ярусов, которые обнажаются севернее и южнее города. Этот разрез описывался в литературе много раз как наиболее показательный разрез юры бассейна р. Унжи (Никитин, 1885, Соколов, 1929 [келловей-кимеридж]; Меледина, 1987 [келловей]; Месежников и др., 1989 [оксфорд]; Герасимов и др. 1996 [келловей, материал В.В. Митта]; Митта, 2000б [келловей]; Hantzpergue et al., 1998 [оксфорд-кимеридж]).

Нижний келловей (пески и песчаники), в основном, находится ниже уреза воды, а средний хорошо обнажен и представлен отложениями, не превышающими по мощности 1,5 м. В описании С.Н. Никитина (1885) он фигурировал как слой серой глины с конкрециями пирита и мергеля (с. 61), в которых найдено 6 видов аммонитов. С.В. Меледина (1987) в составе слоя (под номером 2) уже выделяет 3 горизонта конкреций (2 из них в кровле и подошве, с. 116) с однообразной фауной, которая насчитывает 11 видов аммонитов. Нижняя граница среднего келловейя ею проведена в кровле слоя 1 (зона Calloviense), верхняя граница - в основании слоя 3 (верхний келловей, зона Athleta). Среди аммонитов были найдены только 2 вида-индекса европейских стандартных подразделений (*Kosmoceras jason* (Rein.) и *K. medea* Call.), а весь слой отнесен к зонам Jason и Coronatum с 4-мя подзонами. В работе В.В. Митта (2000б) средним келловеем, фазой Jason датируется слой 9 мощностью 0,9 м. Указаны конкреции, образующие 2 горизонта в нижней и средней частях слоя. Ниже слоя 9 (в слое 8) впервые были отмечены *Kosmoceras enodatum* Nik., что дало автору (Киселев, 2001а) основание рассматривать эту часть разреза как нижнекелловейский подъярус и нижнюю границу среднего келловейя проводить в кровле слоя 8. Верхняя граница среднего келловейя в разрезе проведена в основании слоя 10, возраст которого определен как верхний келловей-нижний оксфорд.

Разрез келловейя начинается отложениями нижнего подъяруса мощностью 1,5-2 м. Полное их описание здесь опускается (см. в работе Митта, 2000б), и приводится описание только верхней части нижнего келловейя (по [Киселев, 2001а]) (рис. 2.2.7).

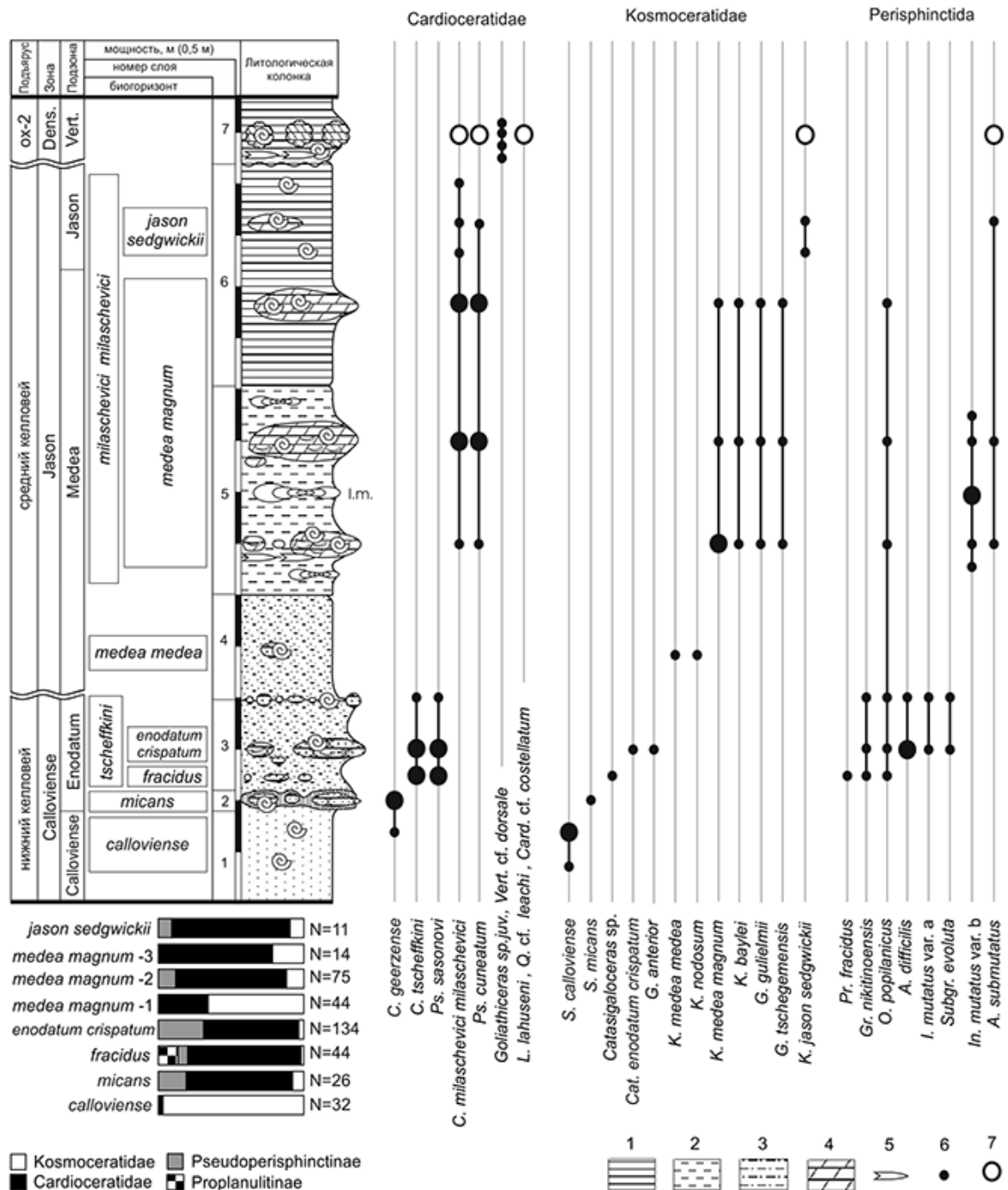
### Нижний келловей, зона Calloviense

**Слой 1.** Песок мелкозернистый светло-серый, с желтоватым оттенком, с *Sigaloceras calloviense* (Sow.), *S. micans* Buckm., *Cadoceras* (*Cadoceras*) *geeerzense* (Behr.). Видимая мощность до 0,1 м.

**Слой 2.** Песок слабо глинистый разнозернистый буровато-черный, переполнен полуокатанными линзовидными мергельными и песчанистыми конкрециями, а также

шаровидными конкрециями фосфатизированного мергеля. В конкрециях найдены: *Sigaloceras ex gr. calloviense* (Sow.), *C.(C.) geerzense* (Behr.). Мощность 0,05 - 0,1 м.

**Слой 3.** Песок сильно глинистый мелкозернистый зеленовато-черный, с прослоями темно-серых глин. Верхняя граница слоя резкая. Мощность 0,2-0,25 м. В слое обнаружено 3 горизонта конкреций с различной фауной:



**Рис. 2.2.7.** Разрез келловей в северной части г. Макарьев, распределение в нем аммонитов и биостратиграфическое расчленение. Литологические обозначения: 1 - глина слоистая; 2 - глина неслоистая; 3 - алевроит; 4 - мергель, 5 – сконденсированные белемниты; 6 – находки не переотложенных аммонитов; 7 – находки аммонитов из горизонтов конденсации. I.m. – маркирующий горизонт с крупными раковинами *Indosphinctes mutatus*. Единица деления измерительной линейки 0,1м. Внизу слева – аммонитовый спектр (соотношение экземпляров аммонитов различных семейств или подсемейств) различных биогоризонтов.

**3а.** Конкреции мелкие гороховидные или лепешковидные (нижние 0,05 м слоя). Аммониты: *Catasigaloceras* sp., *Proplanulites fracidus* Buckm. (табл. 56, фиг. 1,2), *Proplanulites* cf. *cracoviensis* Tornq., *Cadoceras* (*Cadoceras*) *tscheffkini* (Orb.), *C.(Eichwaldiceras)* ex gr. *laetum* Gulyaev, *Pseudocadoceras sasonovi* Kiselev, *Grossouvria nikitinoensis* (Sasonov), *Okaites* ex gr. *popilanicus* (Krenkel).

**3б.** Конкреции крупные (до 0,4 м) лепешковидные, переполненные фауной (середина слоя в 0,10-0,2 м выше подошвы). Аммониты: *Catasigaloceras enodatum crispatum* (Buckm.) (табл. 50, фиг. 10), *Gulielmiceras* (*Spinikosmoceras*) cf. *distans* (Tint.), *G.(Gulielmiceras)* *anterior* Brink., *Cadoceras* (*Cadoceras*) *tscheffkini* morpha *tscheffkini* (Orb.), *C.(C.) tscheffkini* morpha *wosnessenskii* (Grew.), *Pseudocadoceras sasonovi* Kiselev, *Ps. homoeomorphum* Kiselev, *Indosphinctes mutatus* (Traut.) var. a., *Subgrossouvria evoluta* (Neum.) (табл. 57, фиг. 11-12), *Anaplanulites difficilis* Buckm. (табл. 56, фиг. 7-10), *Grossouvria nikitinoensis* (Sasonov), *Okaites* ex gr. *popilanicus* (Krenkel).

**3в.** Горизонт с мелкими картофелевидными конкрециями светло-серого мергеля (кровля слоя), с аммонитами, как из горизонта 3б.

#### **Средний келловей, зона Jason**

**Слой 4.** Глина песчанистая рыхлая темно-серая, с зеленоватым оттенком. В слое встречены редкие сидерито-мергелистые конкреции с фауной. Аммониты: *Kosmoceras* (*Gulielmites*) *medea medea* Call., *K.(Kosmoceras)* *nodosum* Call., *Grossouvria* sp. Мощность 0,2 м

**Слой 5.** Глина алевролитовая рыхлая тонкослоистая с двумя горизонтами сидеритовых конкреций, переполненных фауной. Аммониты: *Kosmoceras* (*Gulielmites*) *medea magnum* Kiselev (табл. 50, фиг. 13, 14), *Kosmoceras* (*Kosmoceras*) *baylei* Tint. (табл. 55, фиг. 10, 11), *Gulielmiceras* (*Gulielmiceras*) *gulielmii* (Sow.), *G.(Spinikosmoceras)* *tschegemensis* (Tschichatschev), *Cadoceras* (*Rondiceras*) *milashevici milashevici* (Nik.), *Ps. cuneatum* Sas., *Indosphinctes mutatus* (Traut.) var. b, *Anaplanulites submutatus* (Nik.), *Grossouvria nikitinoensis* (Sas). Мощность 0,8 м.

**Слой 6.** Глина серая плотная слоистая с черными сидерито-фосфоритовыми конкрециями. Конкреции имеют пиритизированное ядро и переполнены пиритизированными аммонитами, среди которых определены: *Kosmoceras* (*Gulielmites*) *jason sedgwickii* (Buckm.), *Cadoceras* (*Rondiceras*) *milashevici* (Nik.), *C.(Cadoceras)* ex gr. *tscheffkini* (Orb.), *Ps. cuneatum* Sas., *Anaplanulites submutatus* (Nik.).

Слой перемыт на большей части разреза и встречается отдельными линзами мощностью до 0,1 м.

#### **Средний оксфорд, зона Densiplicatum**

**Слой 7.** Глина зеленовато-серая, плотная, неслоистая, с многочисленными фосфоритами картофелевидной формы (0,05-0,15 м). Большинство фосфоритов источено ходами сверлильщиков. Слой переполнен окатанными рострами *Cylindroteuthis puzosi* (Orb.). В глине найдены аммониты: *Euaspidoceras* ex gr. *perarmatum* (Sow.), *Goliathiceras* sp. juv., *Vertebriceras* cf. *dorsale* Buckm..

В фосфоритах найдены аммониты: *Kosmoceras* (*Gulielmites*) *jason sedgwikii* (Buckm.), *Cadoceras* (*Rondiceras*) *milashevici milashevici* (Nik.), *Cadoceras* (?*Cadoceras*) aff. *proniense* Sas., *C.(C.)* sp. ind., *Ps. cuneatum* Sas., *Anaplanulites submutatus* (Nik.), *Longaeviceras* aff. *lahuseni* Bodyl., *Quenstedtoceras* cf. *leachi* (Sow.), *Peltoceras* cf. *arduennense* (Orb.), *Cardioceras* (*Subvertebriceras*) cf. *costellatum* (Sow.). С.В. Мелединой (1987) из конкреций определены также: *Peltoceras* cf. *athletoides* Lah., *Binatisphinctes sinzowi* (Nik. et Rozhd.), *B. kobyi* (Lor.), *Quenstedtoceras* cf. *involutum* (Troizk.). Мощность 0,1-0,3 м.

Выше располагается мощная (4 м) толща зеленовато-серых глин с фауной среднего оксфорда.

В данном разрезе верхи нижнего келловея представлены подзоной *Enodatum*, а средний келловой зоной *Jason*. Основанием подзоны *Enodatum* следует считать нижнюю границу горизонта конкреций в слое 3, так как в них встречены самые ранние среднекелловейские *Catasigaloceras*. Однако последние, в основном *Cat. enodatum crispatum* (Buckm.), встречаются крайне редко. Специфическая особенность горизонта 3а - таксономическое и количественное преобладание пропланулитин (в основном *Proplanulites fracidus* Buckm.) над псевдоперисфинктинами. Аналогичный уровень келловея был обнаружен в Англии в районе Уилтшира С.Бакмэном, что позволило ему выделить гемеру *fracidus*, которая установлена в Центральной России как биогоризонт по характерному виду *Proplanulites* (Киселев, 2001а).

В вышележащих горизонтах 3б и 3в пропланулитины полностью отсутствуют, но наблюдается большое разнообразие псевдоперисфинктин, количество экземпляров которых увеличивается вверх по разрезу. Основную массу псевдоперисфинктин слоев 3б и 3в составляют *Anaplanulites difficilis* (Buckm.) (табл. 56, фиг. 7-11), зачастую морфологически полностью соответствующие голотипу вида. В английских разрезах преобладание псевдоперисфинктин отмечено в нижней половине XVII биогоризонта *enodatum* β подгоризонте *difficilis* [Callomon et al., 1988]. Однако голотип *A. difficilis* (Buckman) (Buckman, 1922, IV, табл. CCCXXIX) происходит в стратотипе из верхнего подгоризонта *S. enodatum* β XVII горизонта (Саут Кэйв, Англия). Это позволяет



коррелировать слои Зб и Зв с верхним горизонтом, хотя отсутствие в разрезе слоев, сопоставимых с биогоризонтами *enodatum*  $\alpha$  и  $\gamma$ , делает данную датировку приблизительной.

В слое Зб найден экземпляр *Cat. enodatum crispatum* (Buckm.) (табл. 50, фиг. 10). Поскольку этот подвид описан из разреза Саут Кэйв (в ранге вида [Buckman, 1923]), это также дает основание для корреляции слоя Зб со стандартным биогоризонтом *enodatum*  $\beta$ .

Основная часть среднего келловея в разрезе представлена подзоной Medea. От нижележащей подзоны Enodatum она отделена небольшим перерывом, эквивалентным двум биогоризонтам *enodatum enodatum* и *enodatum aeeta* шкалы Европейской России. Комплекс космоцератид полностью соответствует таковому из стандартной подзоны Medea. Последняя представлена в полном объеме и включает биогоризонты *medea medea* и *medea magnum*. Верхний биогоризонт хорошо охарактеризован аммонитами в трех горизонтах конкреций. Таксономический состав аммонитов биогоризонта *medea magnum* на всех уровнях остается неизменным, однако меняется количественное соотношение экземпляров, принадлежащих различным семействам: в подошве преобладают космоцератиды, а в середине и кровле биогоризонта - кардиоцератиды. В нижней части подзоны проходит горизонт с крупными раковинами (мегаконхами) *Indosphinctes mutatus* - характерный событийный уровень (I.m.), встреченный в большинстве разрезов подзоны Medea в Верхнем Поволжье (рис. 2.2.6; 2.2.7).

Верхняя граница келловея совпадает с горизонтом конденсации в основании слоя 7. Фосфориты в подошве слоя содержат средне-, верхнекелловейскую и нижнеоксфордскую фауну, а первичные верхнекелловейские и нижнеоксфордские слои здесь отсутствуют. О конденсации слоя также свидетельствуют литологические и биофациальные признаки - приуроченность к подошве фосфоритов со следами сверления и окатанных белемнитов. Начиная с подошвы вышележащего глинистого слоя распространены среднеоксфордские аммониты с преобладанием видов рода *Vertebriceras*, соответственно, объем конденсации эквивалентен половине среднего келловея, верхнему келловей и нижнему оксфорду, т.е. 21 биогоризонту инфразонального стандарта (рис. 2.7.2).

### **Бурдово**

Разрез расположен на правом берегу Унжи у д. Бурдово (Кологривский р-н) и имеет различное строение и залегание в северной и южной части. В северном разрезе, охарактеризованном в работах Митта (2000б) и Гуляева (2015а), обнажаются, преимущественно, нижний келловей и низы среднего келловея. Верхняя часть среднего келловея и верхний келловей вскрываются в южном разрезе (Киселев, 2001).

Ниже дается описание только южного разреза. В нем обнажена последовательность дислоцированных слоев, лежащих под наклоном до 45 градусов, надстраивающих нижний келловей, выходы которого расположены в 50-60 м вверх по течению. Промежуток между обоими обнажениями задернован. В разрезе выявлена следующая последовательность слоев (Киселев, 2001, рис. 3):

### **Средний келловей, зона *Coronatum***

**Слой 1.** Пески буровато-серые, мелкозернистые, местами сильно ожелезненные, с конкрециями фосфатизированного песчаника с *Kosmoceras obductum* (Buckm.). Мощность 0,5 м.

**Слой 2.** Пески рыжевато-бурые с конкрециями железистого песчаника, диаметром до 0,5 м. В песке встречаются только белемниты, в конкрециях найдены аммониты: *Erymnoceras doliforme* (Roman), *Kosmoceras (Zugokosmoceras) posterior* Brinkmann (табл. 54, фиг. 1-3), *K. (Z.) posterior* Brink. / *grossouvrei* Douv. (табл. 54, фиг. 4, 5), *K. (Kosmoceras) pseudogrossouvrei* Tint. (табл. 53, фиг. 4, 5), *K. (K.) tchernischevi* Nik., *Gulielmiceras (Spinikosmoceras) castor* (Rein.) (табл. 51, фиг. 6, 7), *G. (S.) pollux* (Rein.) (табл. 52, фиг. 8, 9), *G. (Gulielmiceras) robustum* (Tint.) (табл. 51, фиг. 4, 5, 10, 11), *G. (G.) fasciculatum* (Tint.) (табл. 51, фиг. 12, 13), *Longaeviceras alpha* Kiselev (табл. 59), *Platylongoceras tribulatum* Kiselev, *Percacosticeras callomoni* Kiselev, *Ps. (Novocadoceras) diffusum* Kiselev, *Binatisphinctes fluctuosus* (Pratt) (табл. 57, фиг. 15, 16), *Okaites comptoni rossicus* (Siem.) (табл. 57, фиг. 5, 6), *O. ex gr. mosquensis* (Fisch.). Мощность 1,2 м.

### **Верхний келловей, зона *Athleta***

**Слой 3.** Песчаник плитчатый плотный железистый, с рассеянными лимонито-сидеритовыми ядрами. Последние часто содержат в центре второе ядро, состоящее из серого мергеля. Граница с предыдущим слоем неотчетливая. Аммониты: *Kosmoceras (Zugokosmoceras) phaeinum* (Buckm.) (табл. 56, фиг. 8, 9), *K. (Z.) cf. zugium* (Buckm.), *Gulielmiceras (Spinikosmoceras) aff. acutistriatum* (Buckm.), *G. (S.) aculeatum* (Eichw.), *Pseudopeltoceras chauvinianum* (Orb.). Мощность 0,4 м.

**Слой 4.** Песок светлый буровато-серый. Мощность 0,1 м.

**Слой 5.** Песок ярко-рыжий с сероватым крапом, мелкозернистый. В основании слоя расположен горизонт с плитами железистого песчаника (размером 0,1x 0,5-1,5 м). В песке найдены белемнитиды *Cylindroteuthis cf. oweni* (Phill.), *C. cf. subextensa* (Nik.), *Lagonibelus beaumonti* (Orb.), *L. ex gr. kostromensis* Geras. В конкрециях встречены аммониты *Funiferites patruus* (Echw.) emend. Nik. Мощность 0,45 м.

### **Средний оксфорд**

Слой 6. Алеврит темно-бурый с небольшими картофелевидными фосфоритами. Фауна: *Cardioceras (Maltoniceras) bodeni* Maire, *Pachyteuthis cf. breviaxis* (Pavl.). Мощность 0,08 м.

Выход слоев у д. Бурдово завершает трансгрессивную серию келловейских осадков Кологривского района, нижняя часть которой обнажена у с. Черменино. Слой 2 содержит богатую аммонитовую фауну, основную массу которой составляют космоцератида. Среди последних количественно преобладает *K. (Z.) posterior* Brink. (табл. 54, фиг. 1-3) - характерный вид подзоны *Grossouvrei* в Англии (Brinkmann, 1929; Callomon, 1963, 1964). Среди выборки *K. posterior* есть экземпляры, близкие к *K. grossouvrei* (табл. 54, фиг. 4, 5), однако настоящих представителей последнего вида, отличающихся более эволютными оборотами, более тонкой ребристостью, редуцированными боковыми бугорками и др., в данном слое не найдено. Выше (слой 3) появляются аммониты, характерные для подзоны *Phaeinum*. Среди них найден вид-индекс подзоны (табл. 54, фиг. 8, 9), а также род *Pseudopeltoceras*, характерный для одновозрастной ей тетической подзоны *Rota*. Биогоризонт *grossouvrei*, располагающийся в кровле зоны *Coronatum* стандартных шкалах Европы и Европейской России, в настоящем разрезе не найден, что свидетельствует о существовании небольшого перерыва между слоями 2 и 3.

---

В бассейне р. Унжи келловей представлен, как минимум 17 биогоризонтами, последовательность которых неполная (таб. 2.2.3). Самый крупный пропуск эквивалентен большей части зоны *Subpatruus* (три инфразональных уровня). Существуют указания на присутствие отдельных биогоризонтов этой зоны (*subpatruus*, *stuckenbergii*) в разрезе Знаменка (Keupp, Mitta, 2013), но они пока не подтверждены изображениями окаменелостей. Зона *Coronatum* на большей части бассейна Унжи отсутствует, и только в одном разрезе (Бурдово) она сохраняется в почти полном объеме. Верхний келловей известен в том же единственном разрезе в сильно сокращенном виде. Верхняя часть верхнего келловей (зона *Lamberti*), как и низы нижнего оксфорда, достоверно на данной территории не выявлены, что фиксирует крупнейший в келловее-оксфорде регионально выраженный перерыв, соответствующий 7-8 инфразональным уровням, в интервале биогоризонтов *kuklikum-alphacordatum*. Для большинства разрезов бассейна Унжи объем перерыва между келловеем и оксфордом еще больше и составляет 20-21 инфразональный уровень.

Таб. 2.2.3. Схема биостратиграфического расчленения келловей в разрезах у р. Унжи.

подъярус	зона, подзона		биогоризонт шкалы Европейской России			Черменино	Пежenga	Бурдово	Мангурово	Макаръев
			ИУ	основная шкала	альтернативная шкала					
в.к	Athleta		c28	<i>F. patruus</i>	<i>L. nikitini</i> (сконд.)					
			c27	<i>Kos. phaeinum</i>	<i>L. lahuseni</i> (сконд.)					
ср. келловей	Cor	Grossouvrei	c25	<i>Kos. posterior</i>	<i>L. alpha</i> (сконд.)					
		Obductum	c23	<i>Kos. obductum</i>	<i>L. stenolobum</i>					
	Jason	Jason		c22		<i>C. milashevici pura</i>				
				c21	<i>Kos. jason sedgwicki</i>	<i>C. milashevici milashevici</i>				
		Medea		c20	<i>Kos. medea magnum</i>					
				c19	<i>Kos. medea medea</i>					
нижний келловей	Callov.	Enodatum		c18	<i>Cat. enodatum aeeta</i>		?			
				c17	<i>Cat. en. enodatum</i>					
				c16	<i>Cat. enodatum crispatum</i>	<i>C. milashevici khudyaevi</i>				
		Micans		c15	<i>Pr. fracidus</i>	<i>C. tscheffkini</i>				
			Calloviense		c14	<i>S. micans</i>	<i>C. geerzense</i>			
				c13	<i>S. calloviense</i>					
	Koenigi		c12	<i>K. galilaei</i>	<i>C. sokolovi</i>					
			c11	<i>K. curtilobus</i>						
			c10	<i>K. gowerianus</i>	<i>Ch. chamouseti</i>					
	Subpatruus		c5	<i>Cad. tschernyschewi</i>						
Elatmae		c4	<i>C. elatmae</i>							

### Бассейн р. Оки

#### Михайлов

Юрские отложения в бассейне р. Проня (юго-западная часть Рязанской области) получили известность после небольшой статьи М. Неймайра (Neumayr, 1876), в которой были описаны аммониты из окрестностей д. Чулково Скопинского уезда (рис. 2.2.8). Он показал, что слои, из которых происходят аммониты, оказавшиеся в его распоряжении, фаунистически весьма близки орнатовым слоям Германии. Он описал 7 видов аммонитов и выделил новый - *Perisphinctes scopinensis*. Сам Неймайр никогда не был в Скопинском уезде и получил коллекцию аммонитов из вторых рук. Впоследствии фауна из скопинских разрезов была более подробно изучена Лоренцом Тейсейром (учеником Неймайра), который собрал коллекцию аммонитов непосредственно в разрезах. В своей статье (Teisseyre, 1883) он описал комплекс аммонитов из орнатовых глин копей Чулково, который включал 26 до этого выделенных видов и 7 новых видов: *Harpoceras rossiense*, *Cosmoceras subnodatum*, *C. proniae*, *C. jenzeni*, *C. pollucinum*, *Perisphinctes subaurigerus*, *P. rjasanensis*, *P. vischniakoffi*. Большинство этих аммонитов представлено

пиритовыми ядрами и в настоящее время сохранились достаточно плохо (табл. 75, фиг. 1-6).

Первые описания разрезов келловея на р. Проне были сделаны И. Лагузенем (1883). У с. Свистово им выделены три слоя с келловейскими аммонитами: «а» (современная зона *Koenigi* нижнего келловея), «b» (=зона *Coronatum* среднего келловея) и «с» (= зона *Coronatum* среднего и *Athleta* верхнего келловея). Сходное описание разреза у с. Свистово и с. Симеон впоследствии сделано П. А. Герасимовым в 1938 г. (Герасимов, 1971; Герасимов и др., 1996).



**Рис. 2.2.8.** Схема расположения разрезов келловея-нижнего оксфорда в бассейне р. Оки: а – на территории юго-западной части Московской синеклизы; б – в районе г. Михайлова (соответствует территории, выделенной прямоугольником на фиг. а). Черными символами обозначены местонахождения современных разрезов келловея и оксфорда, серыми символами – исторические разрезы. 1 - Михайлов; 2 - Никитино; 3 - Костино; 4 - Пески; 5 - Веневский карьер; 6 - Свистово; 7 – Чулково (из [Kiselev, Rogov, 2018]).

Первое детальное описание разреза у г. Михайлов в карьерах завода «Михайловцемент» сделано М. А. Роговым и Д. Н. Киселевым (Киселев, 1999). Рассматривалась только часть разреза - 8-метровая пачка относительно однородных глин среднего-верхнего келловея (эквивалентные орнатовым слоям Европы) в которой была собрана представительная фауна аммонитов с посантиметровой привязкой к слою (сборы М. А. Рогова). Изучение последовательности аммонитовых комплексов позволило впервые установить в разрезе западноевропейские подзоны *Grossouvrei* зоны *Coronatum* и подзоны *Phacinum* и *Proniae* зоны *Athleta*. Из этих слоев выделен новый вид *Funiferites*

*allae* (Kiselev), впервые установлено стратиграфическое положение *Funiferites patruus* (Eichw.).

В работе В. В. Митта (2000б) приведено краткое описание трех разрезов в карьерах у заводов «Михайловцемент», «Спартак» и д. Горенка. Из них более подробно описывается разрез «Михайловцемент», где им выделяется 5 слоев, из которых 3 верхние охарактеризованы аммонитами. В них отмечается последовательность из 5 аммонитовых комплексов, принадлежащих среднему и верхнему келловейю.

В статье М. А. Рогова (2000) дано описание ряда характерных видов оппелиид для келловей Русской платформы, в том числе 8 видов из разрезов у г. Михайлов. Среди этих видов выделено 3 новых, голотипы которых происходят из Михайловского разреза

В работе (Киселев и др., 2003) впервые приводится схема разреза «Михайловцемент» (без описания) с указанием распространения аммонитов рода *Funiferites* и показана последовательность зон, подзон и биогоризонтов. Этот вариант расчленения принят и в данной публикации.

Автором настоящей работы келловейские и оксфордские отложения изучались в карьерах завода «Михайловцемент», у пос. Первомайский и д. Змеинка и завода «Серебрянский» (быв. завод «Спартак») у д. Горенка. Все они расположены в 2-7 км к западу от города и находятся в непосредственной близости друг от друга, на расстоянии 1-2 км (рис. 2.2.8б). Несмотря на близкое соседство, в разрезах наблюдается заметная фациальная изменчивость по латерали даже в пределах одного карьера, а также выклинивание некоторых слоев. Наиболее резкая фациальная смена наблюдается в нижней части разреза (нижний-средний келловей), где литологический состав изохронных образований изменяется от тонкодисперсной глины до среднезернистого песка на протяжении 500 м. Это делает необходимым описание нескольких разрезов в одном карьере.

### **Разрез «Михайловцемент» I**

Расположен в карьере «Михайловцемент». Его описание проведено в 1999-2005 годах, поэтому, вследствие разработки карьера, в настоящее время этого разреза уже не существует.

Непосредственно выше известняков карбона здесь залегала следующая последовательность юрских слоев (рис. 2.2.9):

#### **Нижний келловей**

**Слой 1.** Алеврит черный или темно-бурый, рыхлый, неяснослоистый, с выраженными горизонтально ориентированными биотурбациями. Фауна встречается

редко и представлена, в основном, белемнитами *Pachyteuthis* ex gr. *subrediviva* и двустворками, преимущественно *Astarte* sp. Мощность слоя около 3 м.

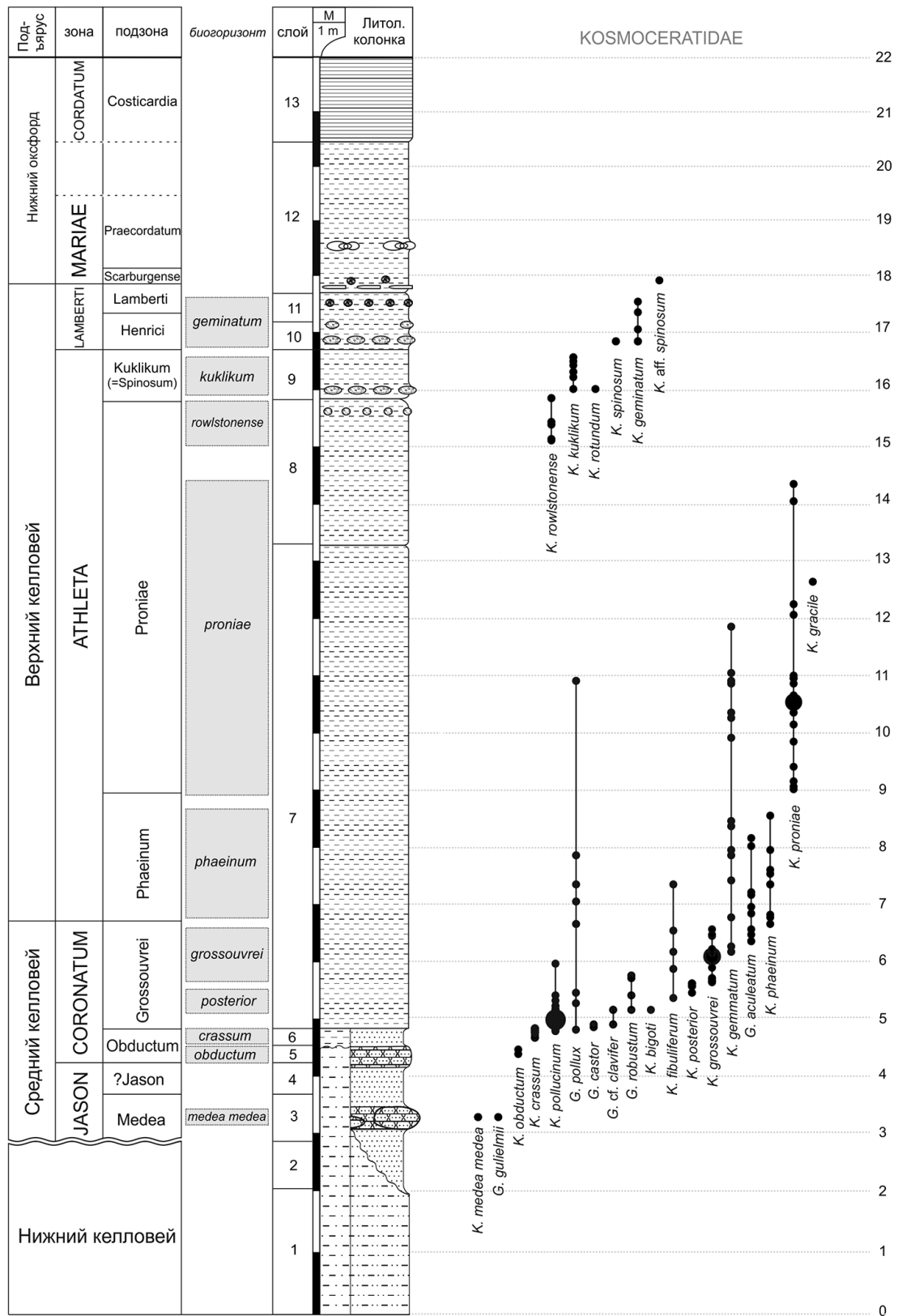


Рис. 2.2.9. Распространение аммонитов в разрезе «Михайловцемент I» (г. Михайлов): а - космоцератида; б - кардиоцератида; в - опелиида; г - перисфинктида. Литологические обозначения см. на 2.3.11 (из [Kiselev, Rogov, 2018]).

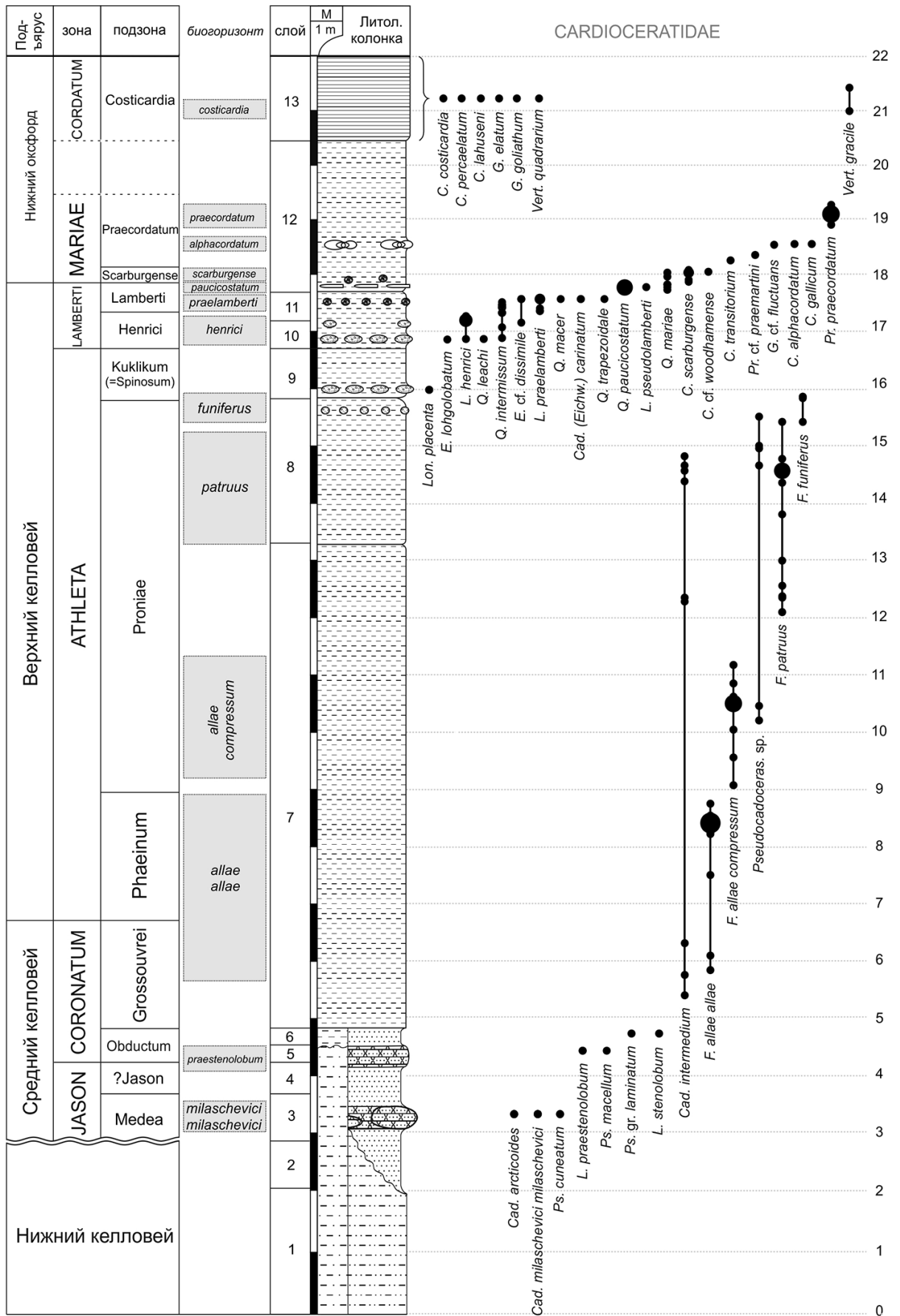


Рис. 2.2.9. Распространение аммонитов в разрезе «Михайловцемент I» (г. Михайлов): (продолжение)



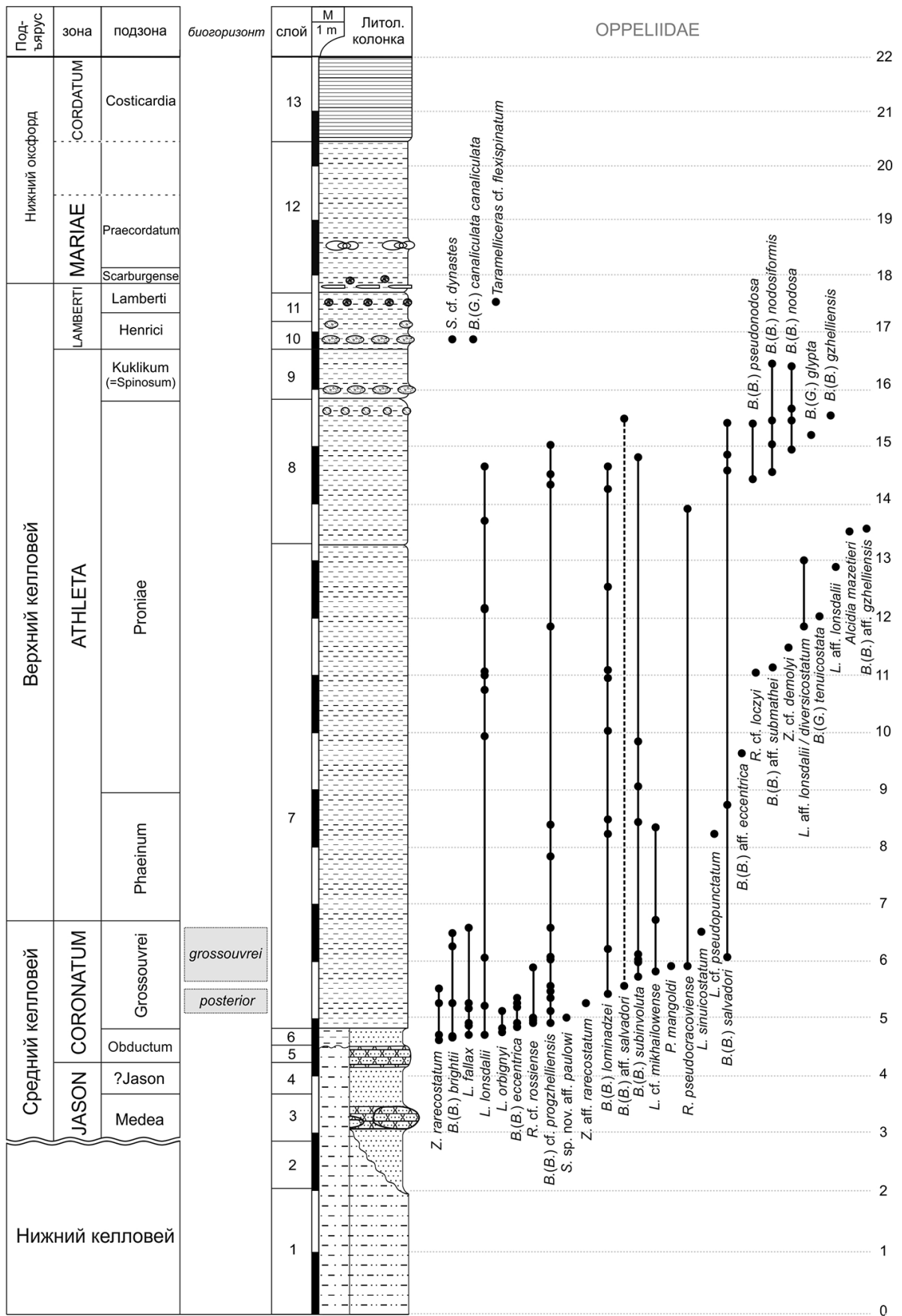


Рис. 2.2.9. Распространение аммонитов в разрезе «Михайловцемент I» (г. Михайлов): (продолжение)

**Слой 2.** Песок глинистый бурый, переходящий кверху в рыжий, рыхлый, неяснослоистый. Нижняя граница слоя резкая. Мощность 0,65-0,7 м.

#### **Средний келловей, зона Jason**

**Слой 3.** Песчаник мелко- и среднезернистый, красно-бурый, карбонатно-железистый с частыми овальными конкрециями светло-серого, карбонатного песчаника (до 0,5x0,2x0,2 м). Подошва слоя плавно переходит в нижележащий слой. В конкрециях изредка встречаются аммониты, представленные *Cadoceras (Rondiceras) milashevici milashevici* (Nik.), *Pseudocadoceras cuneatum* Sas., *Kosmoceras (Gulielmites) medea medea* Call. В разрезе «Первомайский» из того же уровня наряду с *K. (Gt.) medea medea* Call. найдены *Cadoceras arcticoides* Kiselev et Meledina, *Anaplanulites submutatus* (Nik.) («Змеинка»), *Choffatia cf. graciosa* (Siem.). Мощность слоя 0,3-0,4 м.

**Слой 4.** Песок глинистый, буровато-серый, переходящий в интенсивно бурый. Вблизи кровли изредка встречаются округлые конкреции карбонатного песчаника с члениками криноидей *Acrochordocrinus* sp. Мощность слоя 0,7 м.

#### **Зона Coronatum**

**Слой 5.** Мергель песчаный светлый, буровато-серый, рыхлый, плавно переходящий в нижележащий слой. Фоссилии встречаются редко, имеют плохую сохранность и представлены ядрами. Среди аммонитов определены *Kosmoceras (Gulielmites) obductum* (Buckm.), *Longaeviceras praestenolobum* Kiselev et Meledina, *Pseudocadoceras cf. macellum* Kiselev. Мощность 0,15-0,2 м.

**Слой 6.** Глина алевритисто-песчаная, темно-бурая с *Erymnoceras* ex gr. *coronatum* (Brug.), *Rollierites* sp., *Kosmoceras (Zugokosmoceras) crassum* Tint. По латерали слой фациально замещается алевритом глинистым, неравномерно окрашенным, рыжевато-бурым или охристым, яснослоистым с аммонитами *K. (Z.) crassum* Tint. (табл. 60, фиг. 5), *K. (Kosmoceras) pollucinum* Teiss. (табл. 60, фиг. 6), *Gulielmiceras (Spinikosmoceras) castor* (Rein.), *Erymnoceras coronatum* (Brug.), *Rollierites* sp., *Zieteniceras cf. rarecostatum* Rogov, sp.nov., *Brightia (B.) eccentrica* Rogov, *Orbignyiceras orbigny* (Tsyт.), *O. lonsdalii* (Pratt), *Lunuloceras fallax* (Zeiss), *Rossienceras rossiense* (Teis.). Мощность 0,2-0,3 м.

**Слой 7.** Глина буровато-серая, плотная, однородная, неяснослоистая. Мощность слоя 8,3 м.

В слое наблюдается последовательность аммонитовых комплексов в интервалах слоя, не отличающихся литологически (снизу вверх):

#### **7a (0-0,75 м от подошвы)**

*Kosmoceras (Zugokosmoceras) posterior* Brink. (табл. 60, фиг. 4), *Gulielmiceras (Spinikosmoceras) cf. clavifer* (Tint.), *G. (S.) robustum* (Tint.), *Erymnoceras doliforme* Rom.,

*Binatisphinctes fluctuosus* Buckm., *Okaites comptoni rossicus* (Siem.) (табл. 70, фиг. 3), *Zieteniceras rarecostatum* Rogov, sp.nov., *Brightia* (*Brightia*) *eccentrica* Rogov, *B. (B.) brightii* (Pratt), *B. (B.) rarecostata* (Buckm.), *B. (B.) cf. progzhellensis* Rogov, *Orbignyiceras lonsdalii* (Pratt), *O. orbignyi* (Tsyt.), *Lunuloceras fallax* (Zeiss), *Rossienceras rossiense* (Teis.), *Putealicerias balkarensis* (Lominadze).

#### 7b (0,75-1,8 м)

*Kosmoceras* (*Zugokosmoceras*) *grossouvrei* Douv. (табл. 60, фиг. 1-3), *K. (Kosmoceras) fibuliferum* Buckm., *K. (K.) gemmatum* (Phillips) (табл. 60, фиг. 7), *Kosmoceras (Kosmoceras) superbum* Корик (табл. 61, фиг. 5), *Gulielmiceras (Spinikosmoceras) pollux* (Rein.), *G. (S.) aculeatum* (Eichw.), *Binatisphinctes fluctuosus* Buckm. (табл. 71, фиг. 5,6), *Okaites comptoni comptoni* (Pratt), *Funiferites allae allae* (Kiselev) (табл. 64, фиг. 3; табл. 65, фиг. 1), *Cadoceras (Eichwaldiceras) intermedium* Kiselev. (табл. 69, фиг. 1,3), *Brightia (B.) pseudocracoviense* (Tsyrovitch), *B. (B.) cf. progzhellensis* Rogov, *B. (B.) cf. subinvoluta* (Bonar.), *B. (B.) mangoldi* (Lominadze), *Rossienceras cf. rossiense* (Teiss.), *Putealicerias virile* (Zeiss), *Zieteniceras rarecostatum* Rogov, *Orbignyiceras lonsdalii* (Pratt), *O. cf. michailowense* (Zeiss), *Lunuloceras fallax* (Zeiss), *L. sinuicostatum* (Zeiss).

#### Верхний келловей, зона *Athleta*

#### 7c (1,8-4 м)

*Kosmoceras (Zugokosmoceras) phaeinum* (Buckm.) (табл. 61, фиг. 2), *K. (Kosmoceras) fibuliferum* (Buckm.), *K. (K.) gemmatum* (Phillips) (табл. 63, фиг. 1), *Gulielmiceras (Spinikosmoceras) ornatum* (Rein.) (табл. 62, фиг. 7), *G. (Spinikosmoceras) aculeatum* (Eichw.), *Binatisphinctes fluctuosus* Buckm., *Okaites mosquensis* (Fischer) (табл. 70, фиг. 2), *Pseudopeltoceras chauvinianum* (Orb.) (табл. 70, фиг. 4), *Funiferites allae allae* (Kiselev) (табл. 64, фиг. 1,2; табл. 65, фиг. 2), *Brightia (B.) progzhellensis* Rogov, *B. (B.) lominadzei* Rogov, *B. (B.) cf. subinvoluta* (Bonar.), *B. (B.) salvadori* (Parona et Bonar.), *Orbignyiceras cf. michailowense* (Zeiss), *Orbignyiceras pseudopunctatum* (Lahusen).

#### 7d (4-8,3 м)

*Kosmoceras (Lobokosmoceras) proniae* Teiss. (табл. 61, фиг. 1), *K. (Kosmoceras) gemmatum* Phill., *K. (K.) gracile* Корик, *Gulielmiceras (Spinikosmoceras) cf. ornatum* (Rein.), *G. (Spinikosmoceras) aculeatum* (Eichw.), *Binatisphinctes ex gr. binatus* Buckm., *Pseudopeltoceras aff. chauvinianum* (Orb.), *Peltoceras athleta* (Phillips), *Funiferites patruus* (Eichw.) (верхние 3 м) (табл. 64, фиг. 8, 10), *F. allae compressum* subsp. nov. (нижний 1 м) (табл. 64, фиг. 4, 6), *Cadoceras (Eichwaldiceras) intermedium* Kiselev (табл. 68, фиг. 2,4,5), *Orbignyiceras kaspiense* Repin et Rashvan; *O. lonsdalii* (Pratt), *O. aff. lonsdalii* (Pratt), *O. diversicostatum* (Gerard et Contaut), *Brightia (Brightia) nodosiformis* Rogov, *B. (B.) lominadzei*

Rogov, *B. (B.) cf. subinvoluta* (Bonar.), *B. (B.) progzhellensis* Rogov, *B. (Glyptia) tenuicostata* Rogov, *Rossienceras cf. loczyi* (Zeiss), *Zieteniceras cf. demolyi* (Lem.).

**Слой 8.** Глина алевролитистая, буровато-серая, плотная, однородная, неяснослоистая. В кровле слоя проходит горизонт мелких, ореховидных, конкреций фосфатизированного мергеля. В глине и конкрециях встречены аммониты *Kosmoceras (Lobokosmoceras) proniae* Teiss. (нижние 2 м), *K. (L.) rowlstonense* (Young et Bird) (верхний 1 м) (табл. 61, фиг. 3), *K. (Kosmoceras) cf. rotundum* (Quenst.), *Funiferites funiferus* (Phill.) (табл. 65, фиг. 3,4), *F. patruus* (Eichw.), *Brightia (Brightia) nodosa* (Quenst.), *B. (B.) nodosiformis* Rogov, *B. (B.) glypta* (Buckman), *B. (B.) gzhellensis* Rogov, *B. (B.) salvadori* (Parona et Bonar.) . Мощность слоя 3 м.

**Слой 9.** Глина алевролитистая, буровато-серая, плотная, неслоистая, насыщенная железистыми оолитами. В подошве слоя часто расположены конкреции мергеля желтовато-серого (на изломе и снаружи), с железистыми оолитами. В конкрециях найдены аммониты *Kosmoceras (Kosmoceras) rotundum* (Quenst.), *K. (Lobokosmoceras) kuklikum* (Buckm.) (табл. 2, фиг. 4), *Longaeviceras placenta* (Leck.) (табл. 66, фиг. 1,2; табл. 68, фиг. 6), *Brightia (Brightia) nodosa* (Quenst.), *B. (B.) nodosiformis* Rogov, *Orionoides cf. termieri* Gerard et Contaut (табл. 14, фиг. 3), *Binatisphinctes binatus* (Leckenby) (табл. 73, фиг. 2), *Alligaticeras aff. rotifer* (Brown) sensu Сох (табл. 73, фиг. 1). В средней части слоя, выше конкреционного горизонта, встречены *K. (K.) rotundum* (Quenst.), *Alligaticeras alligatum* Buckm., *Peltoceras retrospinatum* Gerard et Contaut sensu Courville et Bonnot (табл. 72, фиг. 1). В 2 см ниже первого горизонта конкреций в глине встречаются последние *Funiferites funiferus* (Phill.), однако в самих конкрециях они уже не наблюдаются. Мощность 1,3 м.

### **Зона Lamberti**

**Слой 10.** Глина алевролитистая, буровато-серая, плотная, железистооолитовая, с конкрециями мергеля желтовато-серого, образующими горизонт в подошве или середине слоя. В конкрециях найдены аммониты *Lamberticeras henrici* Douv. (табл. 68, фиг. 7), *Eboraciceras longilobatum* (Buckman) (табл. 67, фиг. 1), *Quenstedtoceras intermissum* (Buckm.), *Q. leachi* (Sow.) emend Arkell (табл. 68, фиг. 15), *Q. damoni* (Nikitin) (табл. 68, фиг. 11), *Peltoceras cf. subtense* (Leckenby), *Choffatia cf. poculum* (Leckenby), *Sublunuloceras cf. dynastes* (Waagen), *Brightia (Glyptia) canaliculata canaliculata* (Quenst.). Мощность до 0,5 м.

**Слой 11.** Глина, буровато-серая, плотная, неслоистая, с железистыми оолитами. В кровле проходит горизонт конкреций мергеля сильно фосфатизированного, темного на изломе, железистооолитового. В глине и конкрециях найдены аммониты *Kosmoceras*

(*Lobokosmoceras*) *geminatum* (Buckm.), *Lamberticeras praelamberti* (Douv.) (табл. 68, фиг. 8, 9), *Cadoceras* (*Eichwaldiceras*) *carinatum* (Eichw.), *Quenstedtoceras trapezoidalis* Troitz., *Q. macer* (Quenst.) (табл. 68, фиг. 10), *Rursiceras reversum* (Leckenby), *R. pratti* Spath, *Euaspidoceras ferrugineum* Jeannet. Мощность 0,5 м.

**Слой 12.** Глина алевролитистая, темно-серая, рыхлая, слоистая. Мощность 2,5-2,7 м. В слое наблюдается следующая последовательность аммонитовых комплексов:

**12а (15 см выше подошвы)**

Прослой, обогащенный рострами *Cylindroteuthis spicularis* (Phill.) деформированными, фосфатизированными ядрами раковин аммонитов *Kosmoceras* sp., *Lamberticeras* cf. *pseudolamberti* (Sow.), *Quenstedtoceras paucicostatum* (Lange).

**Нижний оксфорд**

**12б (15-50 см)**

Горизонт с рассеянными раковинами аммонитов *Cardioceras* (*Scarburgiceras*) *scarburgense*/cf. *scarburgense* (Young et Bird) (табл. 67, фиг. 6-8), *C. (S.) transitorium* Spath (табл. 68, фиг. 16), *Protocardioceras* cf. *praemartini* (Spath) (табл. 68, фиг. 14), *Quenstedtoceras* cf. *mariae* (Orb.), *Q. aff. paucicostatum* (Lange).

**12в (50-70 см)**

Горизонт с крупными мергельно-фосфатизированными раковинами *Cardioceras* (*Scarburgiceras*) *alphacordatum* Spath (табл. 70, фиг. 1), *C. (Scoticardioceras) gallicum* Maire (табл. 68, фиг. 13), *Goliathiceras* (*Pachycardioceras*) sp., *Peltoceras athletoides* (Lahusen).

**12г (100-160 см)**

Горизонт с отпечатками и деформированными ядрами аммонитов *Protocardioceras praecordatum* (Douville) (табл. 70, фиг. 2,3).

**Слой 13.** Глина тонкогоризонтальнослоистая, местами неяснослоистая, плотная, вязкая, угольно-черная или буровато-серая с *Cardioceras* (*Cardioceras*) *costicardia* Buckman (табл. 69, фиг. 11), *C. (C.) percaelatum* Pavlow (табл. 68, фиг. 17), *C. (Scoticardioceras) lahuseni* Maire (табл. 69, фиг. 3,6), *Goliathiceras goliathum* (Orb.) (табл. 69, фиг. 1), *G. (Pachycardioceras) elatum* (Maire) (табл. 69, фиг. 2), *Vertebriceras quadrarium* var. *quadrarium* (Buckman) (табл. 69, фиг. 8, 10), *V. quadrarium* var. *biplicatum* Arkell (табл. 69, фиг. 4), *Vertebriceras gracile* Arkell (табл. 69, фиг. 5, 7, 9), *Peltoceras* (*Peltoceratoides*) *williamsoni* (Phillips) var. *constantii* (Orb.), *Parawedekindia arduennensis* (Orb.), *Alligaticeras* (*Properisphinctes*) *bernensis* (Loriol). Мощность около 1,5 м.

**Разрез «Михайловцемент» II**

Как и первый разрез, расположен в карьере «Михайловцемент», но его описание сделано в свежей стенке карьера в 2017 г. Он отличается от предыдущего по фациям и мощностям и охарактеризован палеонтологически менее полно (рис. 2.2.10).

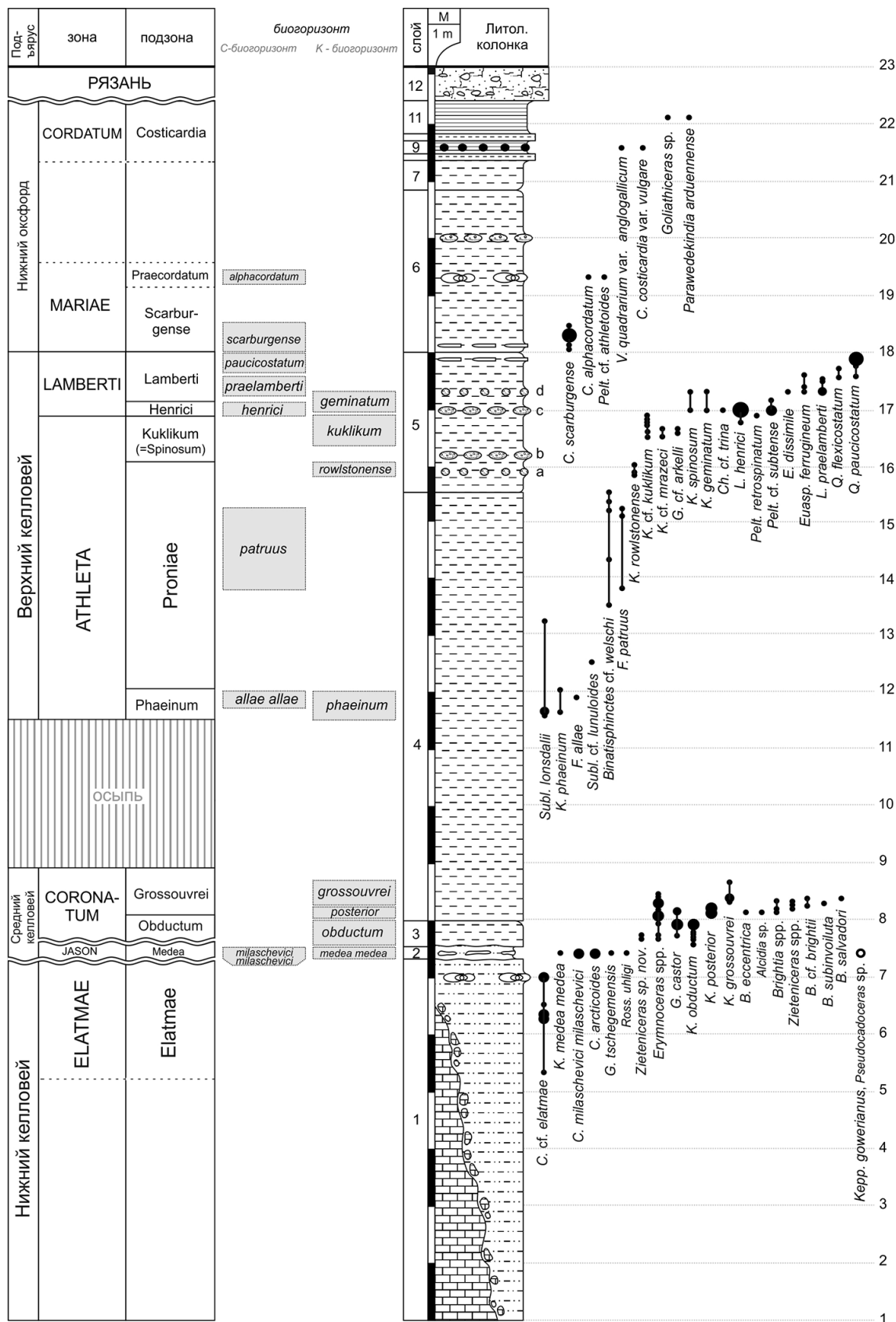


Рис. 2.2.10. Распространение аммонитов в разрезе «Михайловцемент II» (г. Михайлов). Белым символом (кружком) показан таксон, найденный в переотложенных конкрециях. Литологические обозначения см. на рис. 2.2.11 (из [Kiselev, Rogov, 2018]).

### **Нижний келловей, зона *Elatmae***

**Слой 1.** Песок мелкозернистый, глинистый, черный, плотный, местами переходящий в слабо сцементированный песчаник. В слое рассеяны небольшие (0,5-0,15 см) конкреции серебристого пирита в форме рогулек. Ближе к кровле слой биотурбирован. В слое рассеяны деформированные раковины аммонитов *Paracadoceras* spp., сохранившие перламутр и заполненные осадком по всей раковине. В верхней части слоя (0,5-0,6 м ниже кровли) аммониты образуют гнездовидные скопления. Видимая мощность 6-7 м.

### **Средний келловей, зона *Jason***

**Слой 2.** Алеврит буровато-серый, местами бурый, с мозаичным включением черного песка и песчаника. В слое проходит выраженный горизонт лепешковидных конкреций (20-30 x 2-5 см) песчанистого алевролита, буровато-серого внутри и охристо-серого снаружи. Светлая корка на поверхности конкреций отделена резкой границей, как от темного ядра, так и от матрикса слоя. Слой переполнен битыми раковинами аммонитов, двустворок и гастропод. Среди аммонитов определены *Cadoceras arcticoides* Kiselev, *C. milashevici* (Nik.), *Kosmoceras medea medea* Call., *Gulielmiceras (Spinikosmoceras) tschegemensis* (Tschichatschev), *Indosphinctes cf. mutatus* (Traut.). Из двустворчатых моллюсков доминируют крупные астарты, фибропектены и модиолусы.

В переотложенных конкрециях найдены *Keplerites gowerianus* (Sow.) (преобладают) и единичные *Pseudocadoceras*. Иногда конкреции разрушены и ядра *Keplerites* встречаются прямо в матриксе слоя. Мощность 0,05-0,1 м.

В противоположном борту карьера аналоги слоёв 1-2, лишённые окаменелостей, обнажаются на ограниченном участке и имеют мощность от 0,5 до 2 м. В основании разреза отмечается прослой хорошо окатанной гальки (мощностью 0,2-0,3 м), состоящей из обломков каменноугольных пород. Слой 2 по простирацию замещается оолитовым мергелем рыжего, красного и светло-серого цвета. В этом прослое мергеля кроме космоцератид и кардиоцератид был также обнаружен обломок *Rossienceras uhligi* (Neum.) (табл. 74, фиг. 7).

### **Средний келловей, зона *Coronatum***

**Слой 3.** Глина алевритистая, неяснослоистая, биотурбированная, светлая буровато-серая. Нижние 0,05-0,1 м слоя имеют более темный цвет. В кровле проходит тонкий прослой ожелезнения, прослеживающийся латерально по всему разрезу. Аммониты встречаются по всему слою, среди них преобладают *Erymnoceras coronatum* (Brug.),

*Kosmoceras (Gulielmites) obductum* (Buckm.), *Gulielmiceras (Spinikosmoceras) castor* (Rein.), *Longaeviceras stenolobum* (Keys.). Подошва слоя неровная, волнистая, местами непосредственно налегает на переотложенные конкреции слоя 2, а иногда находится вровень с ними, что может привести к путанице в определении границы. Мощность 0,5 м.

**Слой 4.** Глина неяснослоистая, плотная, однородная, светлая буровато-серая. Мощность слоя 7,5 м. Аммониты встречаются по всему слою, в нижней части (около 1 м) интенсивно, в верхней части (4 м ниже кровли) – редко. В интервале 1-3,5 выше подошвы слой закрыт осыпью, поэтому изучить его не удалось. Тем не менее, в слое выявлена последовательность аммонитовых комплексов, аналогичная слою 7 в разрезе «Михайловцемент» I.

#### **Верхний келловей, зона Athleta**

**Слой 5.** Глина плотная, слегка сланцеватая, интенсивно биотурбированная, светло-серая. В слое проходит 4 горизонта конкреций мергеля оолитового, иногда фосфатизированного, разного размера и габитуса. Порода конкреций плавно переходит в матрикс слоя.

*Горизонт А* – мергель оолитовый, слегка фосфатизированный, буровато-серый на изломе, представленный конкрециями картофелевидного размера и габитуса. Конкреции пронизаны ходами сверления диаметром 3-10 мм. Горизонт расположен на расстоянии 26-30 см выше подошвы и не образует маркирующего горизонта. Среди аммонитов найдены *Kosmoceras (Lobokosmoceras) rowlstonense* (Young et Bird).

*Горизонт В* – конкреции вытянутые, весьма крупные – 5-10 см в высоту и до полуметра в длину, состоящие из мергеля оолитового, светлого, желтовато-белесоватого на изломе. В разрезе образует выраженный маркирующий горизонт, хорошо прослеживающийся по латерали. Расположен на расстоянии 75-80 см выше подошвы. Фауна встречается редко. Из двустворок чаще встречаются тригонии. Аммониты представлены ядрами, иногда с деформированной жилой камерой, без раковинного слоя. Среди них определены *Kosmoceras (Kosmoceras) cf. rotundum* (Quenst.).

Между горизонтом В и С расположен интервал без конкреций мощностью 70-75 см. Аммониты присутствуют по всему интервалу в виде раздавленных глинистых ядер. В комплексе найдены космоцератиды *Kosmoceras (Lobokosmoceras) cf. kuklikum* (Buckman), *K. cf. mrazeci* Simionescu, *Gulielmiceras cf. arkelli* (Mak.), а также *Peltoceras retrospinatum* Gerard et Contaut sensu Courville et Bonnot и *Rursiceras* spp.

#### **Зона Lamberti**

*Горизонт С* – конкреции, как и в горизонте В. Цвет породы на изломе отличается - светло-серый, а не желтоватый. В разрезе так же образует весьма заметный маркирующий



горизонт. Расположен на расстоянии 1,3 – 1,4 м выше подошвы. Аммониты встречаются часто, в основном *Lamberticeras henrici* Douville, *Kosmoceras (Kosmoceras) spinosum* (Sow.), *K. (Lobokosmoceras) geminatum* (Buckman), *Peltoceras subtense* (Leck.), *P. retrospinatum* Gerard et Contaut sensu Bonnot (табл. 71, фиг. 1), *Choffatia cf. trina* (Buckm.).

Горизонт D – конкреции мергеля оолитового небольшие, картофелевидного габитуса и размера, реже более крупные, до 20 см. У крупных конкреций внутренняя часть сильно фосфатизированная, темно бурая или черная. Горизонт расположен на расстоянии около 1,7-1,9 м выше подошвы, не всегда выражен в разрезе и не является маркирующим горизонтом. Аммониты сохраняются в виде фосфатизированных ядер с остатками раковины. Они представлены *Lamberticeras praelamberti* Douville, *Eboraciceras dissimile* (Brown), *Kosmoceras (Kosmoceras) spinosum* (Sow.), *K. (Lobokosmoceras) geminatum* (Buckman), *Euaspidoceras ferrugineum* Jeannet.

В верхней части слоя, в интервале 5-7 см ниже кровли, расположен горизонт конденсированных белемнитов, хорошо прослеживающийся по латерали. В этом интервале часто встречаются деформированные раковины аммонитов, в основном *Quenstedtoceras paucicostatum* (Lange). Здесь же изредка встречаются конкреции фосфатизированного мергеля, в которых найдены *Lamberticeras pseudolamberti* (Sintzow) (табл. 67, фиг. 2,3).

Кровля хорошо выделяется в разрезе, в то время как подошва слоя неотчетливо различается от кровли предыдущего слоя, в основном по светло-серой окраске. Общая мощность слоя составляет 2,2-2,5 м.

#### **Нижний оксфорд, зона Mariae**

**Слой 6.** Глина неслоистая, серая, с однородной текстурой. В основании слоя, в интервале 0-20 см выше подошвы, расположен горизонт переотложенных белемнитов. В этом же интервале весьма часто встречаются аммониты *Cardioceras (Scarburgiceras) scarburgense* (Young et Bird). Выше аммониты встречаются очень редко. В середине слоя, примерно в 130-150 см выше подошвы, проходит выраженный горизонт с горизонтально ориентированными раковинами крупных аммонитов, диаметром до 40 см. Они сохраняют конечную жилую камеру, которая всегда заполнена осадком и деформирована. Внутренние обороты не деформированы, замещены светло-коричневым фосфатизированным мергелем. Аммониты представлены *Cardioceras (Scarburgiceras) alphacordatum* Spath, *Peltoceras athletoides* (Lahusen).

В верхней части слоя, примерно в 2 м выше подошвы и 0,85 м ниже кровли, проходит горизонт конкреций мергеля светло-серого, картофелевидного размера и габитуса. Аммонитов в них не найдено. Мощность слоя 2,6-2,7 м.

**Слой 7.** Глина зеленовато-серая или серо-зеленая, с пятнистой текстурой, обусловленной частыми примазками темно серой глины на зеленоватом фоне. Мощность 0,15-0,45 м.

**Слой 8.** Глина неравномерно окрашенная, с пятнистой текстурой, с мозаичным чередованием рыжих и угольно-черных пятен. Нижняя граница резкая. Мощность 0,12-0,15 м.

**Слой 9.** Глина листоватая, плотная, вязкая, угольно-черная. В середине слоя проходит горизонт конкреций мергелистых фосфоритов ореховидного габитуса, светло коричневых на изломе. В глине изредка встречаются ядра аммонитов, целиком состоящие из пирита с остатками перламутра. Из них определен *Cardioceras (Cardioceras) costicardia* var. *vulgare* Arkell (табл. 69, фиг. 12), *Vertebrikeras quadrarium* var. *anglogallicum* Arkell. Мощность 0,3 м.

**Слой 10.** Глина плотная, биотурбированная, неравномерно окрашенная – интенсивно-рыжего цвета с мелкими примазками черной глины, заполняющей ядра ихнофоссилий. Мощность 0,05-0,1 м.

**Слой 11.** Глина слоеватая или листоватая, темно-серая, иногда черная. Ближе к кровле слой постепенно желтеет и приобретает цвет вышележащего слоя. Горизонтальная слоистость местами нарушается волнообразными деформациями, которые становятся более интенсивными ближе к кровле. Встречаются единичные *Goliathiceras* sp., *Peltoceratoides arduennense* (Orb.). Там же слой нарушается небольшими протрузиями желтоватого ружьяка. Мощность 0,77-0,8 м.

**Слой 12.** Песок среднезернистый, часто с примесью мелкого гравия, переходящий в песчаник слабо сцементированный, зеленовато-охристый. Фауна представлена редкими *Surites* и *Buchia*. Слой нередко образует карниз. Мощность 0,5 м.

Слой перекрывается плейстоценовыми суглинками легкими, желтовато-серыми, мощностью до 4 м.

Настоящий разрез, в целом, повторяет литологическое строение и биостратиграфическую схему разреза «Михайловцемент» I (рис. 2.2.9), но отличается от него в следующих деталях:

1. Нижний келловей охарактеризован палеонтологически, что позволило установить в слое 1 зону *Elatmae*. Вероятно, слой 1 разреза «Михайловцемент» I также должен быть отнесен к этой зоне.

2. Мощность нижней части глинистой толщи, от подошвы до конкреционного уровня биогоризонта *rowlstonense*, отличается на три метра. С другой стороны, верхняя часть глинистой толщи, принадлежащая нижнему оксфорду, существенно, в три раза, увеличена во втором разрезе. Это свидетельствует о том, что разрез может содержать небольшие локальные пропуски во всех слоях, не прослеживающиеся по латерали. Поэтому наиболее полная стратиграфическая схема юры в данной местности должна учитывать, по возможности, описания более чем одного разреза.

3. Биостратиграфические отличия в среднем-верхнем келловее крайне незначительны у всех разрезов у г. Михайлов и проявляются только на уровне биогоризонтов. В частности, в среднем-верхнем келловее и нижнем оксфорде устанавливаются те же зоны, подзоны и биогоризонты, за исключением биогоризонта *crassum*. Это позволяет фиксировать небольшой перерыв в основании зоны *Cogonatum* разреза «Михайловцемент» II.

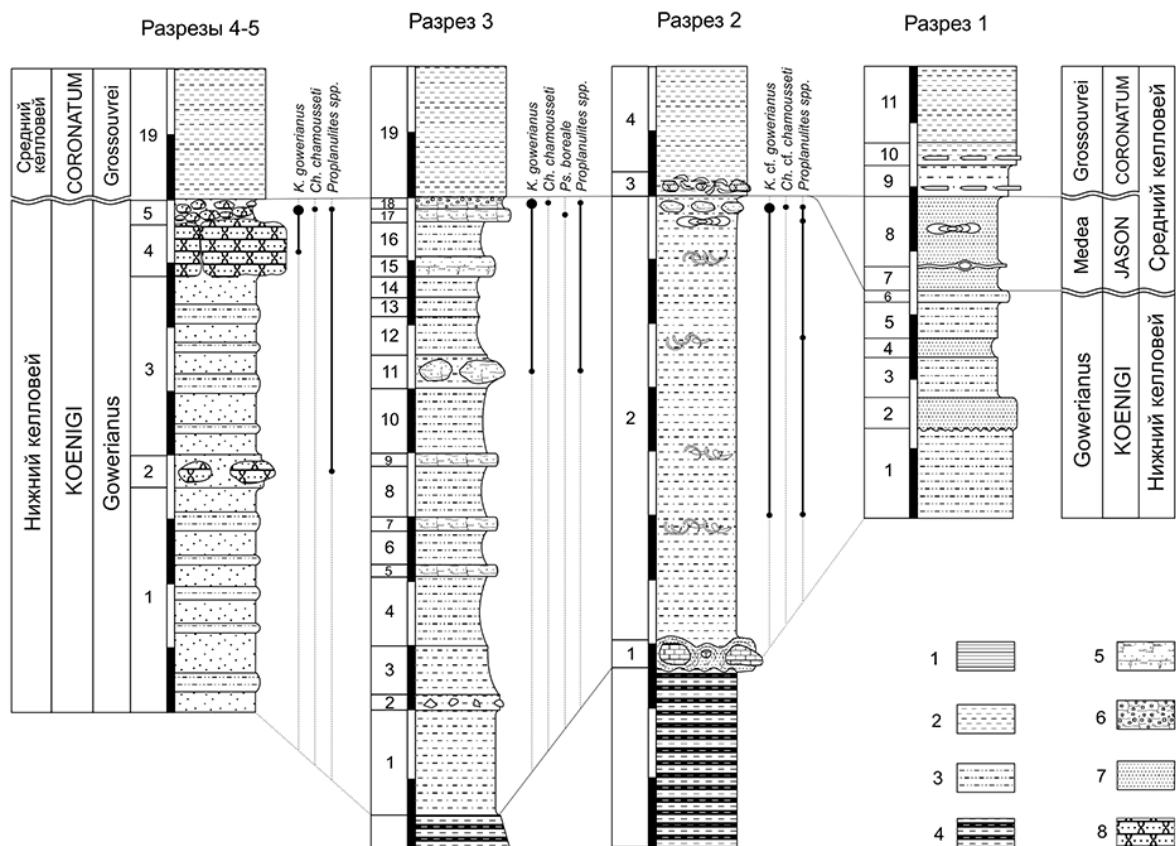
### **Разрез «Горенский карьер»**

Карьер находится вблизи правого берега р. Проня, между поселком Октябрьский и д. Горенка. Он начал разрабатываться заводом «Серебрянский» в 2012 г. рядом с неработающим карьером бывшего завода «Спартак». Изучение разрезов юры Горенского карьера проводилось в 2014 г. Д.Н. Киселевым и А.П. Ипполитовым. Оно показало, что, в целом, общий принцип строения юрских слоев здесь такой же, как и в разрезах карьера «Михайловцемент»: снизу располагается песчано-глинистая толща, которая относится к нижнему келловее – нижней части среднего келловее; выше ее сменяет глинистая толща среднего – верхнего келловее и нижнего оксфорда. Выявлено, что нижняя, песчанистая, толща, испытывает значительные фациальные изменения по простиранию, в то время как толща серых глин латерально почти не меняется. Ниже дано описание трех разрезов с различным строением нижней толщи (**рис. 2.2.11**). Для верхней глинистой толщи приводится общее описание (**рис. 2.2.12**).

**Разрез 1** расположен в южной стенке карьера. Здесь, на известняках карбона снизу вверх последовательно залегают:

#### **Нижний келловей**

**Слой 1.** Песок мелкозернистый, глинистый, сильно биотурбированный, светлый буровато-серый с пятнистой текстурой. Пятна образованы по структуре биотурбации – светло-охристый песок заполняет тела ихнофоссилий, расположенные в более темной и бурой породе. Кровля резкая и волнистая. Мощность 1-1,5 м.



**Рис. 2.2.11.** Распространение аммонитов в песчаной пачке нижнего келловей и пограничных слоев среднего келловей в разрезах 1-5 Горенского карьера (г. Михайлов). Литологические обозначения: 1 – глина тонкогоризонтальнослоистая; 2 – глина неяснослоистая или неслоистая; 3 – глина песчаная или алеврит песчаный; 4 – глина пестроцветная; 5 – мергель; 6 – мергель оолитовый; 7 – песок; 8 – песчаник (из [Kiselev, Rogov, 2018]).

**Слой 2.** Песок мелкозернистый, глинисто-алевритистый, слегка сцементированный, ярко рыжий с серыми глинистыми примазками. Подошва резкая и волнистая. Мощность 0,2-0,22 м.

**Слой 3.** Песок, как и в слое 1, но с меньшим количеством светлых пятен в пятнистой текстуре. Мощность 0,28-0,3 м.

**Слой 4.** Песок мелкозернистый, алевритистый, рыхлый, сильно ожелезненный, ярко-рыжий с серыми пятнистыми включениями. Мощность 0,15 м.

**Слой 5.** Песок мелкозернистый, светлый серовато-бурый или буровато-серый с ярко-рыжими включениями песка. Мощность 0,25 м.

**Слой 6.** Песок мелкозернистый, интенсивно биотурбированный, серовато-бурый, темный с тонкой крапчатой текстурой. Мощность 0,05 м.

#### **Средний келловей, зона Jason**

**Слой 7.** Песок мелкозернистый, неслоистый, биотурбированный, серовато-охристый, с частыми серовато-бурыми крапчатыми примазками, число которых

увеличивается в верхней половине слоя. В кровле проходит тонкая маркирующая прослойка песчаника мелкозернистого толщиной около 5 мм, покрытая сверху и снизу тонким карбонатным налетом. Иногда прослойка расширяется до состояния округлого желвака или конкреции с фосфатизированной внутренней частью. В одной из них надены аммониты *Cadoceras (Rondiceras) milashevici milashevici* (Nik.), *Indosphinctes cf. mutatus* (Traut.). Мощность 0,2 м.

**Слой 8.** Песок мелкозернистый, переходящий в алевролит, частично сцементированный, местами переходящий в песчаник или алевролит. Порода сильно ожелезненная, насыщенная железистыми оолитами, буровато-рыжая или ярко рыжая. В средней части слоя, примерно в 0,15 м выше подошвы, проходит горизонт крупных аммонитов-мегаконхов *Indosphinctes mutatus* (Traut.) с горизонтально ориентированной раковиной. На том же уровне встречены более редкие *C. (R.) milashevici milashevici* (Nik.) (табл. 7, фиг. 3) и *Kosmoceras (Gulielmites) medea medea* Call. Мощность 0,5 м.

#### **Зона Coronatum**

**Слой 9.** Алевролит глинистый, горизонтально слоистый, в сухом виде сланцеватый, серовато-рыжий, с однородной текстурой, крепкий. В подошве проходит горизонт слабо окатанных белемнитов. Аммониты встречаются часто и представлены *Kosmoceras (Zugokosmoceras) posterior* Brink., *Gulielmiceras (Spinikosmoceras) aculeatum* (Eichw.), *Longaeviceras alpha* Kiselev, *Pseudocadoceras (Novocadoceras) diffusum* Kiselev, *Ps. laminatum* Buckm., *Erymnoceras doliforme* (Roman). Мощность 0,05-0,23 м.

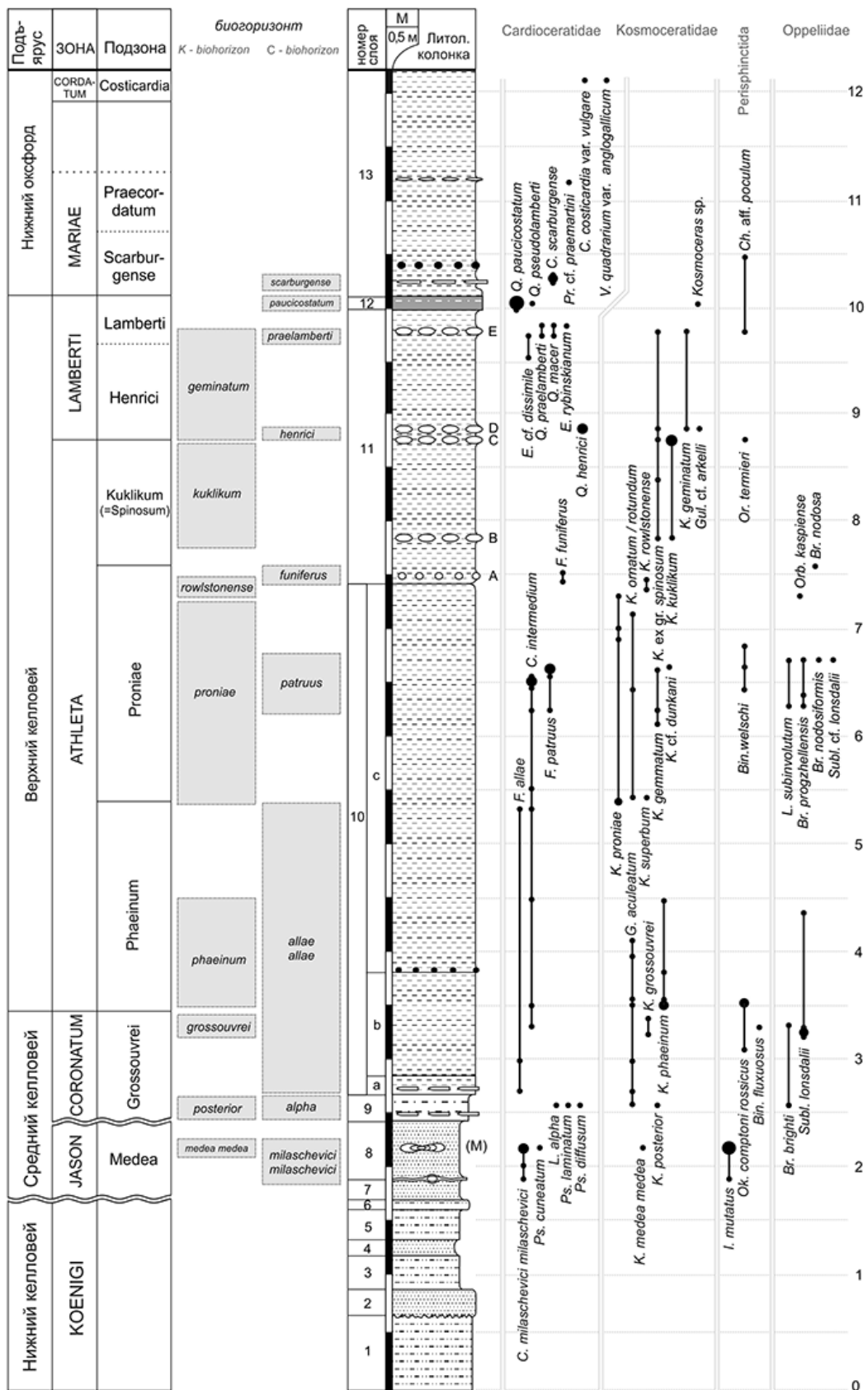
**Слой 10.** Глина неяснослоистая, темно-серая, с обилием мелкодисперсного раковинного детрита. Аммониты встречаются часто и по всему слою. По их распространению в слое установлены четыре космоцерасовых биогоризонта и два биогоризонта по кардиоцератидам (рис. 2.2.12). Мощность около 4,5 - 5 м. По литологическим признакам в слое можно выделить три горизонта:

10а. Порода насыщена рыжеватыми лимонитизированными примазками, создающих крапчатую текстуру. В подошве наблюдается скопление ростров белемнитов со следами окатанности. Мощность 0,15 м.

10б. Горизонт с повышенным содержанием средне- и мелкодисперсного раковинного детрита. Железистые примазки отсутствуют, текстура однородная. Мощность 1,4 м.

#### **Верхний келловей, зона Athleta**

10с. Порода, насыщенная микроскопическим раковинным детритом. Среднедисперсные обломки редки или не наблюдаются. В подошве проходит горизонт мергелистых фосфоритов ореховидного габитуса. Мощность 3,5 м.



**Рис. 2.2.11.** Распространение аммонитов в песчанистой пачке нижнего келловей и пограничных слоев среднего келловей в разрезах 1-5 Горенского карьера (г. Михайлов). Литологические обозначения: 1 – глина тонкогоризонтальнослоистая; 2 – глина неяснослоистая или неслоистая; 3 – глина песчаная или алевроит песчанистый; 4 – глина пестроцветная; 5 – мергель; 6 – мергель оолитовый; 7 – песок; 8 – песчаник (из [Kiselev, Rogov, 2018]).

**Слой 11.** Глина плотная, неяснослоистая, светло-серая, с однородной текстурой. Мощность 2,5 м. В слое проходит 5 горизонтов сингенетических конкреций мергеля оолитового, иногда фосфатизированного, разного размера и габитуса.

*Горизонт А* – мергель оолитовый, слегка фосфатизированный, буровато-серый на изломе, представленный округлыми конкрециями диаметром до 5 см. Расположен в подошве слоя и не образует маркирующего горизонта. Среди аммонитов найдены *Funiferites funiferus* (Phillips).

*Горизонт В* – конкреции мергеля оолитового, светлого, желтовато-серого, овально-округлой формы, до 20-30 см по длинной оси. В разрезе образует выраженный маркирующий горизонт. Расположен на расстоянии 40 см выше горизонта “А”. Аммониты представлены ядрами. Среди них определены *Kosmoceras* (*Kosmoceras*) cf. *rotundum* (Quenst.), *K. (Lobokosmoceras) kuklikum* (Buckman),

*Горизонт С* – конкреции, как и в горизонте В. Не образуют в разрезе маркирующий горизонт и могут быть перепутаны с вышерасположенным конкреционным горизонтом D. Находится выше горизонта “В” на расстоянии 0,9 м. Аммониты: *K. (K.) rotundum* (Quenst.) (табл. 62, фиг. 4), *K. (K.) kuklikum* (Buckman), *Orionoides* cf. *termieri* Gerard et Contaut (табл. 73, фиг. 3).

#### **Зона Lamberti**

*Горизонт D* – конкреции, как и в горизонте “В”. Цвет породы светло-серый. В разрезе так же образует заметный маркирующий горизонт. Расположен непосредственно выше горизонта “С”, расстояние между которыми не превышает 5 см. Аммониты встречаются часто: *Lamberticeras henrici* Douville, *Kosmoceras* (*Kosmoceras*) *spinosum* (Sow.), *K. (Lobokosmoceras) geminatum* (Buckman), *Gulielmiceras* cf. *arkelli* (Mak.).

*Горизонт E* – конкреции мергеля оолитового небольшие, округлые или овальные, до 15-20 см. Внутренняя часть конкреций, как правило, сильно фосфатизированная, темно бурая или черная. Горизонт расположен на расстоянии около 0,9 м выше горизонта “D”. Аммониты сохраняются в виде фосфатизированных ядер с остатками раковины. Они представлены *Lamberticeras praelamberti* Douville, *Eboraciceras* cf. *dissimile* (Brown), *Kosmoceras* (*Kosmoceras*) *spinosum* (Sow.), *K. (Lobokosmoceras) geminatum* (Buckman), *Choffatia* cf. *roculum* (Leckenby) (табл. 73, фиг. 4).

**Слой 12.** Глина плотная, темно-серая, с частыми рыжеватыми примазками, создающих пятнистую или крапчатую текстуру. В разрезе образует маркирующий горизонт, хорошо отличающийся по рыжеватой окраске. Аммониты представлены сплюснутыми ядрами, среди которых определены *Quenstedtoceras paucicostatum* (Lange), *Lamberticeras pseudolamberti* Sintzow и *Kosmoceras* sp. Мощность 0,15 м.

### Нижний оксфорд, зона *Magiae*

**Слой 13.** Глина неслоистая, серая, с однородной текстурой. В основании слоя, в интервале 0-20 см выше подошвы, расположен горизонт переотложенных белемнитов. В этом же интервале весьма часто встречаются аммониты *Cardioceras (Scarburgiceras) scarburgense* (Young et Bird). Выше аммониты встречаются очень редко. В слое выявлены два горизонта конкреций: нижний, на расстоянии 0,3 м выше подошвы (конкреции мергелистого фосфорита ореховидного габитуса) и верхний, расположенный выше предыдущего горизонта на расстоянии 0,8 м (конкреции лепешковидного габитуса, состоящие из мергеля пепельно-серого на изломе). В верхнем горизонте изредка встречаются *Protocardioceras cf. praemartini* (Spath) (**табл. 68, фиг. 15**). В кровле слоя найдены *Cardioceras (Cardioceras) costicardia* Buckm. и *Vertebriceras quadrarium var. anglogallicum* Arkell (**табл. 69, фиг. 13**). Мощность около 2,5 м.

В северной и северо-западной стенках карьера (разрезы 4-5) нижний келловей постепенно становится все более песчанистым, вплоть до замещения алевритов и алевролитов песками и песчаниками мелкозернистыми. При этом сохраняется ритмичное чередование сцементированных и рыхлых алевритопесчанистых слоев, характерное для разреза 3. В середине и кровле разреза, так же, как и в разрезе 3 (**рис. 2.2.11**), расположены горизонты конкреций алевропесчаника с комплексом аммонитов подзоны *Gowerianus*. Таким образом, базальная алевро-песчанистая часть келловей в Горенском карьере повсеместно относится к одной и той же подзоне *Gowerianus*. На основании этой закономерности слои 1-6 в разрезе 1 могут быть отнесены к той же подзоне, несмотря на то, что они не охарактеризованы аммонитами. Вышерасположенные слои 7,8 того же разреза принадлежат к той же песчанистой пачке, но уже относятся к среднему келловей, к подзоне *Medea*. В остальных разрезах эта подзона размыта полностью (разрезы 3-5) или еще сохраняются в виде переотложенной гальки (разрез 2, слой 3).

Аммониты нижнего келловей разрезов Горенского карьера недостаточно изучены, в особенности в нижних горизонтах песчанистой пачки, где они встречаются редко и фрагментарно. Не исключено, что нижняя ее часть, где появляются первые *Keplerites* и *Proplanulites*, может принадлежать к верхней части зоны *Subpatruus*.

Средний-верхний келловей и нижний оксфорд глинистой толщи Горенского карьера, в целом, не отличается от разрезов карьера «Михайловцемент» как литологически, так и биостратиграфически. На зональном и инфразональном уровне наблюдается полное единство вплоть до последовательности биогоризонтов, количества



биостратиграфически фиксируемых перерывов и положения ярусных и подъярусных границ. Небольшие отличия связаны лишь с колебанием мощности отдельных слоев, биостратонов и положением конкреционных горизонтов или уровней конденсации. В сводном разрезе среднего-верхнего келловея и нижнего оксфорда в районе г. Михайлов в полном объеме представлены зоны *Coronatum* и *Athleta*. Все остальные зоны в той или иной степени не полные, что связано не только с наличием внутренних перерывов, но и недостаточной палеонтологической изученностью тех интервалов, где аммониты встречаются реже.

### **Елатьма**

Обнажение коренных пород у г. Елатьмы (Рязанская обл.) является одним из наиболее известных разрезов юры в Центральной России и уже давно фактически используется как опорный разрез келловейских отложений. Первые определения ископаемых из Елатьмы принадлежат Л. фон Буху (Buch, 1840). В работе А. Орбиньи (Orbigny, 1845) дано описание нескольких видов аммонитов из этого разреза, среди которых 4 являются среднекелловейскими. Описание разреза приводится в работах С.Н. Никитина (Nikitin, 1881), А.Б. Богословского (1906), А.Д. Архангельского (1922), Н.Т.Сазонова (1957), С.В. Мелединой (1987). Зональная и подзональная шкала келловея, близкая к современной, была разработана в работах Сазонова и Мелединой, инфразональное расчленение впервые проведено Д.Н. Киселевым (2001а) для верхней части нижнего келловея, среднего и верхнего келловея. Более подробно история изучения разреза у г. Елатьмы показана в той же работе и И.А. Стародубцевой (2012) поэтому здесь рассматриваться не будет.

Из разреза происходит 19 номенклатурных типов аммонитов *Catasigaloceras enodatum enodatum* (Nik.), *Cat. enodatum aeeta* (Kiselev), *Kosmoceras waldheimi* Nik., *Cadoceras (Paracadoceras) elatmae* (Nik.), *C. (P.) primaevum* (Sas.), *C. (P.) postelatmae* Sas., *C. (P.) recidivum* Kiselev, *C. (C.) tscheffkini* (Orb.), *Pseudocadoceras sasonovi* Kiselev, *Ps. homoeomorphum* Kiselev, *Ps. dorbignyi* Maire, *Ps. cuneatum* Sas., *Ps. suraense* Sas., *Homoeoplanulites submutatus* (Nik.), *H. elatmaensis* (Sas.), *Grossouvria nikitinoensis* (Sas.), *Okaites fischerianus* (Orb.), *Properisphinctes pseudobernensis* Sas., *Rollierites renardi* (Nik.). Часть этих видов является видами-индексами зон (Elatmae), подзон (Enodatum) и биогоризонтов (*enodatum enodatum* и *enodatum aeeta*) келловея. Их положение в разрезе твердо установлено последними исследованиями, вследствие чего разрез Елатьма может рассматриваться как стратотип нескольких биостратонов и опорный разрез всего суббореального келловея. В предыдущей работе (Киселев, 2001а) было предложено

рассматривать данный разрез как стратотип трех биогоризонтов *enodatum enodatum*, *enodatum aeeta* и *crassum*.

В настоящее время изучение разреза под д. Инкино у г. Елатымы затруднено. Как отмечал еще А.Д. Архангельский (1922, с. 258), разрез сильно осложнен оползнями и постоянно изменяется. С.В. Меледина, приводившая последнее описание разреза, уже не нашла нижнюю границу среднего келловея, закрытую оползнем, хотя в работе Н.Т. Сазонова эта граница еще обнажалась. К 1990 г. разрез оказался почти полностью задернован (за исключением бичевника) и практически перестал быть перспективным для исследования. Последние наблюдения, сделанные в 1999 г. Д.Н.Киселевым и М.А. Роговым, позволили составить более точное описание разреза, в основном, за счет использования помпы. В настоящей работе используются результаты этих исследований. Мониторинг разреза в 2014 г. показал, что сейчас для изучения доступна только средняя часть глин зоны *Elatmae*, выходящая на бичевнике. Все остальные интервалы плотно задернованы.

Наиболее перспективный разрез (54°56'42.38" N, 41°45'46.49"E) располагается в длинном оползне, длиной до 200 м, расположенном в 20 м от уреза воды (в межень). Изучение оползня по латерали показало неоднородность его строения: во-первых, слои наклонены к северу, в результате чего в северном конце оползня плоскость его скольжения проходит в основании среднекелловейских слоев (следовательно, разновозрастные конкреции там перемешаны); во-вторых, оползень поперечно разорван на 5-6 блоков, каждый из которых смещен относительно соседнего, поэтому на границах срезов также наблюдается смешение различных слоев. Нами разрез был изучен в нескольких местах оползня. Ниже приводится описание разреза из южного конца оползня, в котором строение среднего-верхнего келловея практически не нарушено.

Разрез начинается от уреза воды слоем нижнекелловейских глин зоны *Elatmae*, мощностью около 5 м (Сазонов, 1957). Выше наблюдаются следующие слои (по Киселев, 2001, с уточнениями):

#### **Нижний келловей, зона Koenigi**

**Слой 1.** Глина алевролитисто-песчанистая, серая, с небольшими конкрециями серого мергеля, в которых встречаются (по Н.Т.Сазонову, 1957, с. 61): *Kepplerites gowerianus* (Sow.), *Sigaloceras calloviense* (Sow.), *Cadoceras postelatmae* (Sas.). Мощность 3,5 м.

#### **Зона Calloviense**

**Слой 2.** Песок мелкозернистый алевролитистый серый слюдистый, с частыми линзовидными прослойками черной глины. Фауна встречается редко и очень плохой

сохранности, из которой определены (из кровли): *Sigaloceras* sp., *Pachyteuthis* aff. *cuneata* Gust. Мощность 5 м.

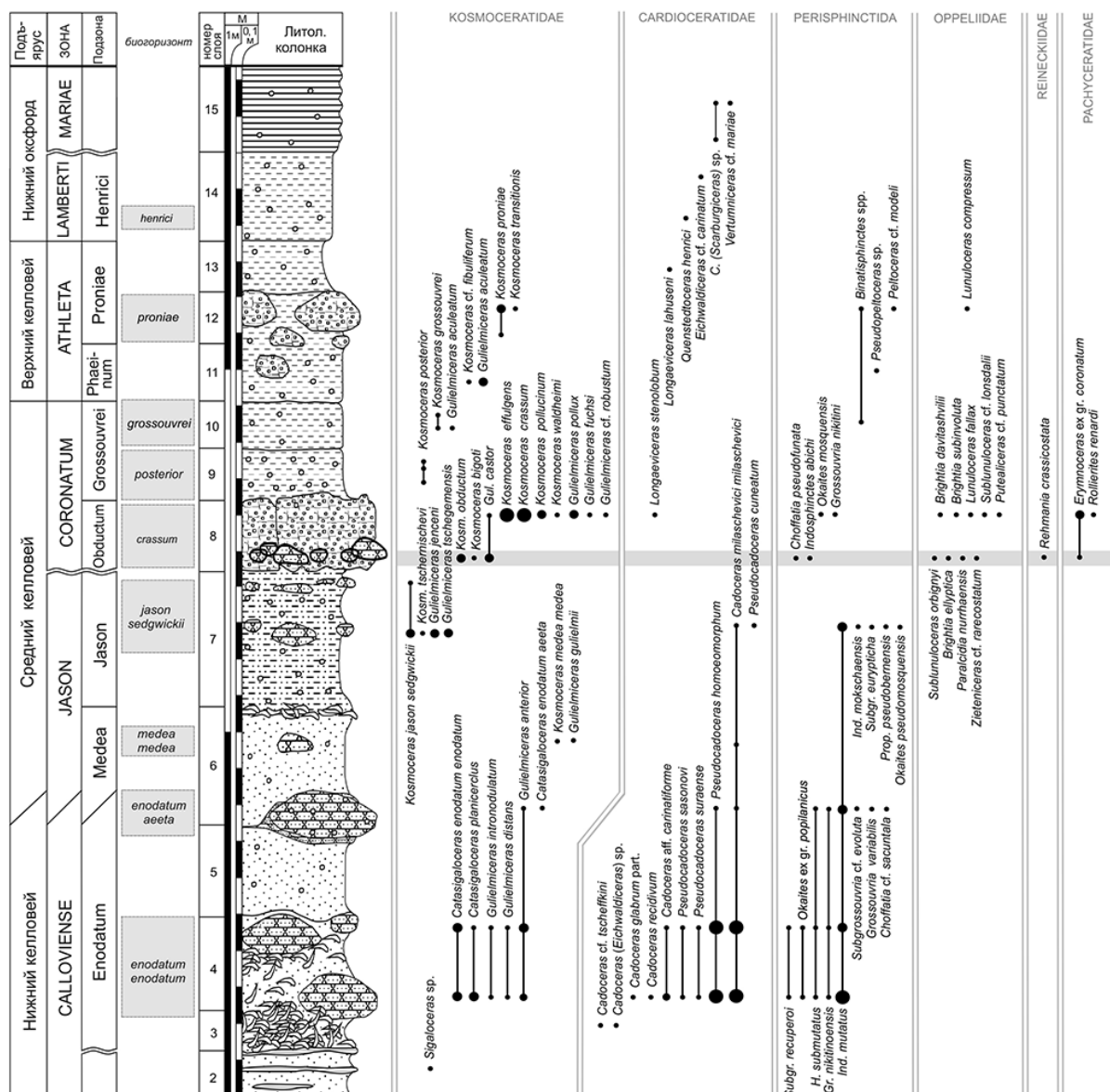


Рис. 2.2.13. Разрез келловей у г. Елатъя, распределение в нем аммонитов и биостратиграфическое расчленение.

**Слой 3.** Ракушняк с отдельными прослоями песка мелкозернистого серовато-бурого. Основную массу породы составляют *Ivanovella* sp., среди которых подчиненное положение занимают двустворки (*Radulopecten* (*Fibropecten*), *Astarte*, *Gryphaea*, *Trigonia* и др.). В слое найдены аммониты *Cadoceras* cf. *tscheffkini* (Orb.), *C.* (*Eichwaldiceras*) sp. Мощность 0,1 м.

**Слой 4.** Песок мелкозернистый серовато-бурый с конкрециями плотного серого песчаника. Последние покрыты снаружи коркой ракушняка из *Ivanovella*. В конкрециях найдены *Catasigaloceras enodatum enodatum* (Nik.), *Cat. planicerclus* (Buckm.),

*Gulielmiceras (Gulielmiceras) anterior* (Brink.), *G. (G.) intronodulatum* Buckm., *G. (Spinikosmoceras) cf. distans* (Tint.), *Cadoceras (Rondiceras) milashevici milashevici* (Nik.), *C. (Paracadoceras) glabrum* Imlay partim, *C.(P.) recidivum* Kiselev., *C. (Eichwaldiceras) aff. carinatiforme* Kiselev, *Pseudocadoceras sasonovi* Kiselev, *Ps. homoeomorphum* Kiselev, *Ps. (Novocadoceras) suraense* (Sas.), *Indosphinctes mutatus* (Traut.), *Subgrossouvria recuperoi* (Gemmellaro), *Homoeoplanulites (Anaplanulites) submutatus* (Nik.), *Grossouvria nikitinoensis* Sas., *Okaites* ex gr. *popilanicus* (Krenkel). Мощность 0,25 м.

**Слой 5.** Песок мелкозернистый темно-бурый с конкрециями очень плотного серого песчаника. Конкреции окружены скорлуповатой оболочкой из рыхлого железисто-марганцовистого песчаника вишнево-черного цвета. В конкрециях найдены: *Catasigaloceras enodatum aeeta* Kiselev, *Cat. pingue* (Lom. et Sakh.), *Gulielmiceras (Gulielmiceras) anterior* (Brink.), *Cadoceras (Rondiceras) milashevici milashevici* (Nik.), *Pseudocadoceras homoeomorphum* Kiselev, *Indosphinctes mutatus* (Traut.), *Choffatia cf. sacuntala* Spath, *Subgrossouvria cf. evoluta* (Neum.), *Homoeoplanulites (Anaplanulites) submutatus* (Nik.), *Grossouvria nikitinoensis* (Sas.), *G. variabilis* (Lah.). Мощность 0,25 м.

#### **Средний келловей, зона Jason**

**Слой 6.** Песок алевритистый желтовато-бурый с очень редкими конкрециями песчаника серого с *Kosmoceras (Gulielmites) medea medea* Call., *Gulielmiceras (Gulielmiceras) anterior (Brink.)/ gulielmii* (Sow.), *Grossouvria sp.* Мощность 0,3 м.

**Слой 7.** Песок глинистый или мергелистый (особенно ближе к кровле) рыжевато-бурый, местами оолитовый. В основании слоя проходит горизонт с рыхлым или рассеянным скоплением фауны, в основном двустворок и, реже, аммонитов. В 0,1 м ниже кровли и в кровле проходят горизонты неплотного ракушняка из двустворок (*Trigonia*, *Modiolus*, *Gryphaea*, *Myophorella* и др.) и аммонитов, с редкими конкрециями плотного розовато-серого песчаника (размером 0,05-0,5 м), в которых найдены аммониты: *Kosmoceras (Gulielmites) jason sedgwickii* (Pratt), *K. (Kosmoceras) tschernischevi* (Nik.), *Gulielmiceras (Gulielmiceras) jenceni* Teiss., *G.(Spinikosmoceras) tschegemensis* (Tschichatshev), *Cadoceras (Rondiceras) milashevici milashevici* (Nik.), *Pseudocadoceras cuneatum* Sas., *Indosphinctes mutatus* (Traut.), *?Indosphinctes mokschaensis* (Sas.), *Subgrossouvria eurypticha* (Neum.), *Properisphinctes pseudobernensis* Sas., *Okaites pseudomosquensis* (Siem.). Мощность 0,4 м.

#### **Зона Coronatum**

**Слой 8.** Мергель желтовато-серый оолитовый с окатанными картофелевидными конкрециями плотного бурого песчаника. В конкрециях песчаника найдены аммониты: *Erymnoceras coronatum* (Brug.), *Kosmoceras (Gulielmites) obductum* (Buckm.) var. *a*, var. *b*,

*K. (Kosmoceras) bigoti* Douv., *Gulielmiceras (Spinikosmoceras) castor* (Rein.), *Choffatia pseudofunata* (Teiss.), *Indosphinctes abichi* (Neum.), *Rehmannia (Loczyceras) crassicostata* (Lóczy), *Sublunuloceras orbignyi* (Tsytovitch), *Brightia ellyptica* Rogov, *Paralcidia nurrhaensis* (Waagen), *Zieteniceras cf. rarecostatum* Rogov. Аммониты из мергеля: *Erymnoceras cf. coronatum* (Brug.), *Rollierites renardi* (Nik.), *Kosmoceras (Zugokosmoceras) effulgens* (Buckm.), *K. (Z.) crassum* Tint., *K. (Kosmoceras) pollucinum* Teis., *K. (K.) waldheimi* Nik., *Gulielmiceras (Spinikosmoceras) castor* (Rein.), *G.(S.) pollux* (Rein.), *G.(S.) fuchsi* (Neum.), *G. (Gulielmiceras) cf. robustum* Tint., *Longaeviceras stenolobum* (Keys. em. Nik.), *Okaites mosquensis* (Fisch.), *Grossouvria nikitini* (Par. et Bon.), *Brightia davitashvili* Lominadze, *Br. subinvoluta* (Bonarelli), *Lunuloceras fallax* (Zeiss), *Orbignyiceras cf. lonsdalii* (Pratt), *Putealicerias cf. punctatum* (Stahl). Мощность 0,2 м.

**Слой 9.** Глина бурая неслоистая оолитовая с *Kosmoceras (Zugokosmoceras) posterior* Brink. Аммониты сильно деформированы и рассыпаются в руках, что затрудняет их точное определение. Мощность 0,15 м.

**Слой 10.** Глина темно-серая неслоистая слабо оолитовая с *Kosmoceras (Zugokosmoceras) grossouvrei* Douv., *Gulielmiceras (Spinikosmoceras) aculeatum* (Eichw.). Мощность 0,1 м.

#### **Верхний келловей, зона Athleta**

**Слой 11.** Глина рыжевато-охристая неслоистая редкооолитовая. В слое встречаются прослойки и вкрапления серой глины. Аммониты: *Kosmoceras (Zugokosmoceras) cf. fibuliferum* (Buckm.), *Pseudopeltoceras* sp.. Аммониты имеют плохую сохранность, что не делает возможным провести их точное определение. Мощность 0,12 м.

**Слой 12.** Глина серая известковистая, местами оолитовая, с пиритовыми и мергельными железистооолитовыми конкрециями. Последние образуют конкреционный горизонт в кровле. В мергеле встречены (по данным автора и С.В.Мелединой, 1987, с. 115): *Kosmoceras (Lobokosmoceras) ex gr. proniae* Teiss., *K. (Kosmoceras) transitionis* (Nik.), *Peltoceras cf. modeli* Pries., *P. cf. baylei* Pries., *P. aff. tuarkyrensis* Amann., *Vinatisphinctes kobyi* (Lor.), *Orbignyiceras lunuloides* (Kilian). Мощность 0,2 м.

**Слой 13.** Глина рыжевато-серая редкооолитовая с *Longaeviceras lahuseni* Bodyl. Мощность 0,2 м.

#### **Зона Lamberti**

**Слой 14.** Глина светло-серая, с охристым оттенком, насыщенная железистыми оолитами с *Lamberticeras henrici* Douville и *Cadoceras (Eichwaldiceras) cf. carinatum*

(Eichw.). В верхней части слоя, в 5-8 см ниже кровли, встречены ростры *Lagonibelus beaumonti* (Orb.) и *Cylidroteuthis* cf. *puzosiana* (Orb.). Мощность 0,2 м.

### **Нижний оксфорд, зона *Mariae***

**Слой 15.** Глина горизонтально-слоистая, темно-серая, с железистыми оолитами. Аммониты встречаются в виде раздавленных глинистых ядер, среди них определены *Cardioceras* (*Scarburgiceras*) sp., *Quenstedtoceras* cf. *mariae* (Orb.). Видимая мощность 0,5 м.

Выше разрез задернован, но выходы темно-серых глин прослеживаются еще на несколько метров вверх в отдельных участках склонов верхних террас Оки. По описанию Н.Т.Сазонова (1957) они относятся к среднему и верхнему оксфорду, однако нами эти слои не исследовались.

Келловей в разрезе у г. Елатьма содержит относительно непрерывную последовательность биостратонов, которая начинается с подзоны *Enodatum* нижнего келловей и заканчивается подзоной *Pronia* верхнего (рис. 2.2.13). Особенно хорошо представлена последовательность биогоризонтов в районе границы нижнего-среднего келловей - *enodatum enodatum*, *enodatum aeeta* и *medea medea*. Оба биогоризонта подзоны *Enodatum* первоначально (Киселев, 2001а) выделены в данном разрезе, поэтому он должен рассматриваться как стратотип. обнажение у г. Елатьма до сих пор является разрезом с лучшим палеонтологическим обоснованием этих биогоризонтов.

В базальной части подзоны *Enodatum* (слой 3) не найдено катасигалоцерасов, которые позволили бы достоверно установить биогоризонт стандартной последовательности. Однако, присутствие в слое 3 *Cadoceras* cf. *tscheffkini* - характерного репера нижней части подзоны *Enodatum* в Европейской России (ibid) позволяет рассматривать этот слой эквивалентным биогоризонту *enodatum crispatum*.

Несмотря на то, что граница нижнего-среднего келловей в разрезе биостратиграфически непрерывна (на инфразональном уровне), существуют литологические признаки некоторого размыва нижнекелловейских слоев непосредственно под среднекелловейскими. В частности, рыхлый матрикс нижнекелловейского слоя 5 (мелкозернистый песок) зачастую расположен гипсометрически ниже верхней поверхности конкреций песчаника из того же слоя, поэтому эти конкреции наполовину закрыты породой слоя 6 (среднего келловей). Поверхность этих конкреций в верхней части бывает эродирована и не содержит мягкой железистой оболочки, которая ее покрывает с других сторон.

Небольшой перерыв, в объеме биогоризонта, установлен в основании зоны *Coronatum*. Он выражен в том, что слой 8 включает два комплекса аммонитов подзоны *Obductum*, из них первый, характерный для биогоризонта *obductum*, найден в переотложенных конкрециях песчаника, сцементированных в мергелистый матрикс слоя с аммонитами биогоризонта *crassum*.

Зона *Coronatum* разреза у г. Елатьма содержит наиболее представительный в Европейской России комплекс аммонитов биогоризонта *crassum*, включающий, как минимум, 17 видов аммонитов, принадлежащих космоцератидам, кардиоцератидам, перисфинктидам, оппелиидам и пахицератидам. В ранней работе (Киселев, 2001а) данный разрез было предложено рассматривать как стратотип биогоризонта *crassum*.

Неожиданным сюрпризом оказалась находка в зоне *Coronatum* представителя семейства рейнекиид *Rehmannia (Loczyceras) crassicosata*. Любопытно, что экземпляр этого вида является самой ранней известной находкой аммонита в разрезе у г. Елатьма. Он был найден в 1841 г. (хранится в колл. Оливьери в Горном музее Санкт-Петербургского Государственного горного института) и впоследствии в данном разрезе не отмечался ни одним исследователем. В настоящее время это единственная находка рейнекиид в бореальном среднем келловее России, которая позволяет уточнить корреляцию подзоны *Obductum* с тетической шкалой.

### **Москва-Сити**

Келловейские и оксфордские отложения на территории Москвы изучались, в основном, во временных обнажениях, образованных при строительстве различных сооружений, карьерах и каменоломнях. Наиболее известный разрез подобного типа был описан П.А. Герасимовым в каменоломне «Камушки» на левом берегу Москвы-реки (Герасимов и др, 1962; Герасимов, 1971). Этот разрез в прошлом относился к территории Дорогомилово, а сейчас находится в Пресненском районе Москвы. В обеих работах Герасимов характеризует этот разрез как «прекрасный пример строения средnekелловейских и покрывающих их юрских отложений Подмосковья». В разрезе он выделяет три слоя, из которых нижний относится к среднему келловее, в котором из аммонитов указывается *Erymnoceras banksii* (Sow.), *E. coronatum* (Brug.), *E. renardi* (Nik.), *Pseudoperisphinctes mosquensis* (Fisch.), второй слой - к нижнему оксфорду (без упоминания аммонитов), и третий – к среднему оксфорду, в котором отмечается *Amoeboceras alternans* (Buch) и *A. tuberculatoalternans* (Nik.). В 1951 г. карьер исчез в связи застройкой территории.

Переизучение слоев, описанных Герасимовым, оказалось возможным при закладке котлованов во время строительства небоскребов на территории Московского международного делового центра «Москва-Сити», расположенного на левом берегу Москвы-реки на Пресненской набережной (55°44'52.14" N, 37°31'59.55" E), недалеко от бывшего карьера «Камушки» (рис. 2.2.8). Первые исследования этих разрезов сделаны А.А. Школиным и С.Ю. Маленкиной (Маленкина и др, 2007; Маленкина, Школин, 2009). В более поздней работе этих авторов дается детальное литолого-стратиграфическое описание, где выделяется 7 слоев, каждый из которых относится к отдельной свите, принадлежащих к среднему келловей (криушская и великодворская), верхнему келловей и нижнему оксфорду (подосинковская), среднему оксфорду (ратьковская) и верхнему оксфорду (коломенская и ермолинская).

Ниже дается описание и биостратиграфическое расчленение двух разрезов котлованов «Москва-Сити» (16 и 18 участок), проведенное в 2010 и 2011 г. Д.Н. Киселевым. Оба разреза находятся, примерно, в 150 м севернее Пресненской набережной (координаты: 55°44,47'34" с.ш., 37°32,09'36" в.д.). Они имеют однотипное строение, поэтому ниже приводится общее описание.

Юрские слои здесь залегают на известняках доломитизированных, окремневших, буровато-желтых, с конкрециями кремня и жемами кварца, видимой мощностью около 3 м (слой 1), принадлежащих касимовскому ярусу верхнего карбона. Выше наблюдается следующая последовательность (рис. 2.2.14):

#### **Средний келловей, зона *Coronatum***

**Слой 2.** Алевролит глинистый, оолитовый, буровато-серый, рассыпчатый, местами слабо сцементированный. Подошва резкая, неровная, волнистая, часто со следами сверления *Gastrochaena pusilla* Geras., которые образуют плотные скопления различной протяженности. В слое проходит два горизонта конкреций мергеля оолитового, серовато-бурого, слабосцементированного снаружи и крепкого внутри. Нижний горизонт находится на расстоянии 0,25 м выше подошвы. В основном мелкие, картофелевидные конкреции, иногда сливающиеся в более крупные караваеобразные стяжения, часто неправильной формы. В них найден *Kosmoceras (Gulielmites) obductum* (Buckm.). Верхний горизонт расположен в 0,5 м выше подошвы и состоит из караваеобразных конкреций размером до 0,3 м с аммонитами *Erymnoceras doliforme* Roman, *Kosmoceras posterior* Brink. Мелкие ореховидные конкреции оолитового мергеля встречаются и в середине слоя. Общая мощность слоя 0,55-0,6 м.



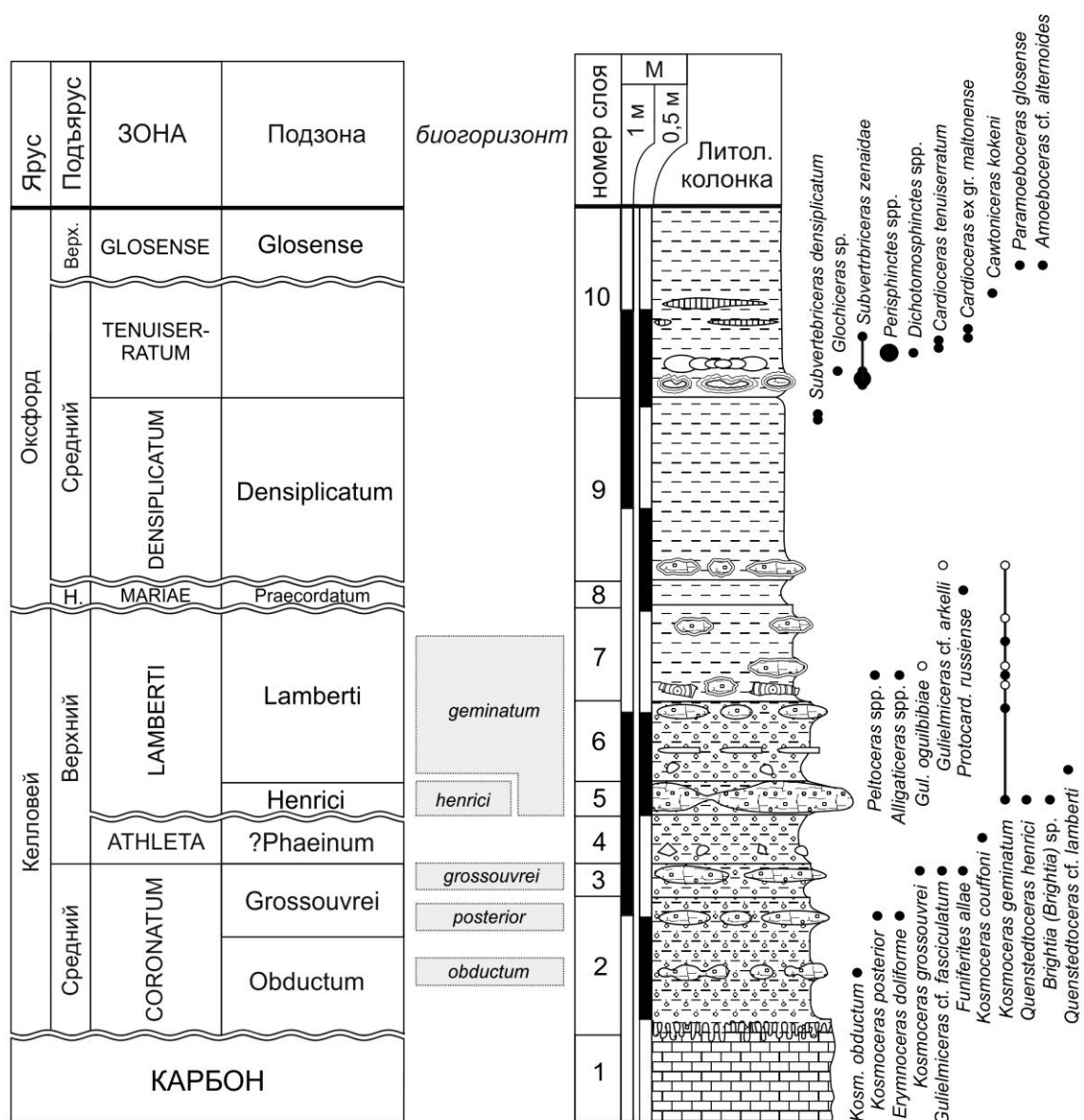


Рис. 2.2.14. Распределение аммонитов и биостратиграфическое расчленение в келловее и оксфорде разреза Москва-Сити.

**Слой 3.** Глина неслоистая, серая или серовато-бурая, переполненная крупными зернами железистых оолитов. В кровле залегает горизонт конкреций мергеля оолитового, различного размера (иногда до полуметра в длину), уплощенные (5-7 см мощности). Снаружи конкреции покрыты бурой ожелезненной коркой, внутри имеют плотную серую сердцевину. Аммониты встречаются по всему слою *Kosmoceras* (*Zugokosmoceras*) *grossouvrei* Douv., *Gulielmiceras* cf. *fasciculatum* (Tint.), *Funiferites allae* (Kiselev). Мощность 0,15-0,3 м.

#### Верхний келловей, зона *Athleta*

**Слой 4.** Глина серая, не слоистая, насыщенная разного размера железистыми оолитами. Иногда они крупные, до 1 см, и имеют угловатую форму. По всему слою встречаются полуокатанные обломки кремня галечной и гравийной размерности. Снаружи конкреции покрыты бурой ожелезненной коркой, внутри имеют плотную серую

сердцевину. В слое найден *Kosmoceras (Kosmoceras) couffoni* (Douv.). Мощность 0,15-0,2 м.

### **Зона Lamberti**

**Слой 5.** Глина серая, не слоистая, оолитовая, с частыми караваеобразными конкрециями мергеля оолитового, крепкого, серого на изломе, мощностью до 0,15 м и в длину до 1 м. Иногда конкреции связаны друг с другом анастомозами. В разрезе образуют выраженный маркирующий горизонт. В конкрециях найдены аммониты *Lamberticeras henrici* Douville, *K. (Lobokosmoceras) geminatum* (Buckman), *Brightia (Brightia) sp.*. Мощность 0,15-0,2 м.

**Слой 6.** Глина серая, неслоистая, насыщенная железистыми оолитами, рыхлая, с галькой и гравием бурого кремня. Вблизи подошвы найден *Lamberticeras cf. lamberti* (Sowerby). В кровле располагается горизонт небольших конкреций мергеля оолитового, мягкого, серого на изломе. В конкрециях встречены аммониты *K. (L.) geminatum* (Buckman). В середине слоя проходит горизонт сконденсированных ростров белемнитов *Lagonibelus beaumonti* (Orb.) и *Cylidroteuthis cf. puzosiana* (Orb.), среди которых преобладают со следами окатанности. Мощность 0,4 м.

**Слой 7.** Глина темно-серая, плотная, неслоистая, местами биотурбированная. В 10 см выше подошвы проходит горизонт конкреций мергеля оолитового, желтовато-серого или бурого на изломе. Снаружи конкреции покрыты крепкой желтоватой корочкой, на которой присутствуют обрастания серпулид и двустворок. Такие же конкреции встречаются в средней и верхней части слоя, но не образуют видимых горизонтов. В конкрециях на всех уровнях встречены *K. (L.) geminatum* (Buckman) и, реже, *Gulielmiceras duplicosta* (Quenst.). В матриксе слоя аммониты представлены *K. (L.) geminatum* (Buckman), *Peltoceras* spp., *Alligaticeras* spp. В подошве, наряду с конкрециями, найдены скопления обломков обугленной древесины. По всему интервалу встречаются ростры *Cylidroteuthis cf. puzosiana* (Orb.) и *Cylidroteuthis cf. oweni* (Phill.). Мощность 0,4-0,5 м.

### **Нижний оксфорд, зона Mariae**

**Слой 8.** Глина серая, неслоистая с *Protocardioceras russiense* (Sas.). Мощность 0,15 м.

### **Средний оксфорд**

**Слой 9.** Глина неяснослоистая, серая, однородная, плотная, оскольчатая, с раковистым изломом, местами биотурбированная. В основании слоя проходит горизонт переотложенных конкреций мергеля оолитового, серого, с плотной корочкой лимонита и глауконитизированной глины, резкой границей и следами сверления. В конкреции такого типа найден *K. (L.) geminatum* (Buckman). В верхней части слоя появляются аммониты –

деформированные глинистые ядра с остатками перламутрового слоя, представленные *Subvertebriceras densiplicatum* (Boden). Мощность 0,8-1 м.

**Слой 10.** Глина алевритистая, неслоистая, буровато-темно-серая, однородная. В подошве наблюдается горизонт стяжений в виде неправильной формы желваков со строматолитовой структурой, образованный тонким переслаиванием алевролита рыжеватого-бурого с зеленоватым глауконитизированным алевролитом. Желваки образуют мозаичный хардграунд со следами обрастаний серпулидами и присутствием члеников *Acrochordocrinus* и пентакринид. На том же уровне в массовом количестве встречаются *Bathrotomaria*, неправильные морские ежи и аммониты разного размера. Среди последних преобладают *Subvertebriceras zenaidae* (Пов.). На том же уровне и на 2-5 см выше встречено несколько мегаконхов *Perisphinctes* spp. Так же в нижней части слоя найдены *Cardioceras tenuiserratum* (Opp.), *Cawtoniceras kokeni* (Boden) и др. В середине слоя, примерно в 50 см выше подошвы, проходит несколько тонких прослоек глины светло-серой, заметно биотурбированной, мощностью до 2 см. На этом же уровне наблюдается скопления двустворок *Oxytoma* с примесью *Pinna* и *Grammatodon* и отдельные скопления ринхонеллид. В верхней части слоя найдены *Paramoeboceras glosense* (Bigot et Brasil) и *Amoeboceras cf. alternoides* (Nik). Мощность около 1 м.

Келловейские отложения в разрезах Москва-Сити сильно сконденсированы по сравнению с другими разрезами данного региона. Наиболее полным строением характеризуется лишь зона *Coronatum*, в которой выявлена почти вся стандартная инфразональная последовательность (за исключением биогоризонта *crassum*, которому может соответствовать верхняя часть слоя 2, в которой пока не найдено аммонитов). Подзона *Phaeinum* установлена по сопутствующему виду аммонитового комплекса подзоны - *Kosmoceras couffoni*.

Верхний келловей содержит перерывы в средней части (отсутствует подзона *Pronia*) и в кровле – на границе келловей и оксфорда фиксируется перерыв объемом в 5 биогоризонтов, составляющих верхнюю часть зоны *Lamberti* и нижнюю часть зоны *Mariae*. Зона *Lamberti* устанавливается в подошве по биогоризонту *henrici*, а в остальной части по космоцератидному биогоризонту *geminatum*, который соответствует трем нижним биогоризонтам, выделенным по кардиоцератидам (*henrici*, *praelamberti*, *lamberti*). Распространение вида-индекса *K. (L.) geminatum* в разрезе занимает больший интервал (слои 5-8), чем биогоризонт (слои 5-7). Это связано с тем, что в слое 8, принадлежащему уже среднему оксфорду, данный вид встречается в переотложенных конкрециях верхнего келловей, которые выстилают подошву этого слоя. Характерно, что конденсация

верхнекелловейских конкреций наблюдается уже в самой зоне Lamberti, в верхней ее части (слой 7), где все конкреции переотложены из нижележащего слоя. Вероятно, на границе 6 и 7 слоя может быть зафиксирован перерыв объемом в один биогоризонт, но доказать его биостратиграфически пока трудно из-за редкой встречаемости кардиоцератид в слое 7.

### **Алпатьево**

Разрез расположен на правом берегу р. Оки около пос. Алпатьево (Московская обл., 54°53'06.47"N, 39°19'41.36"E). Основную часть разреза составляют келловейские отложения, зональное, подзональное, а в последнее время и инфразональное, расчленение которых проведено различными авторами (Пригоровский, 1911; Сазонов, 1957; Митта, 2000б; Гуляев, 2001, 2013).

Ниже дается описание только верхней, наименее изученной, части разреза, соответствующей среднему-верхнему келловей и нижнему оксфорду (по материалам полевых исследований 1998 г.) (рис. 2.3.15).

### **Нижний келловей, зона Calloviense**

**Слой 1.** Алеврит песчанистый или песчаник, местами переходящий в уплотненный песок среднезернистый, с примесью мелкого гравия, неслоистый, бурый или зеленовато-бурый. Аммониты представлены ядрами. В кровле найдены несколько *Sigaloceras calloviense* (Sow.). Мощность 0,6-0,7 м.

**Слой 2.** Песчаник средне-крупнозернистый, местами гравелит, неравномерно горизонтально-слоистый, красновато-бурый. По всему слою распространены тонкие пропластки глины и включения галек зеленоватого песчаника. По плоскостям слоистости наблюдаются скопления двустворок с преобладанием пектинид. Аммониты встречаются часто, в основном следующие виды: *Catasigaloceras enodatum enodatum* (Nik.), *Gulielmiceras (Gulielmiceras) anterior* (Brink.), *Cadoceras (Rondiceras) milashevici milashevici* (Nik.), *Pseudocadoceras homoeomorphum* Kiselev, *Indosphinctes mutatus* (Traut.), *Subgrossouvria recuperoi* (Gemmellaro), *Anaplanulites submutatus* (Nik.). Мощность 0,15-0,2 м.

**Слой 3.** Песок среднезернистый, серовато-охристый, переслаивающийся с прослойками биотурбированного песчаника 1-2 см мощностью. Аммониты: *Cat. enodatum enodatum* (Nik.), *Gul. (Gul.) anterior* (Brink.), *C. (R.) milashevici milashevici* (Nik.), Мощность 0,2 м.

**Слой 4.** Песок среднезернистый, серовато-охристый или бурый, переходящий в крепкий железистый песчаник. Часто песчаник содержит крупные стволы древесины. В

слое рассеяны более мелкие конкреции песчаника шаровидной формы, часто переполненные двустворками. *Cat. enodatum aeeta* Kiselev, *Gul. (Gul.) anterior* (Brink.), *C. (R.) milashevici milashevici* (Nik.), *Ps. homoeomorphum* Kiselev, *Ind. mutatus* (Traut.), *Choffatia cardoti* (Petitclerc), *An. submutatus* (Nik.). Мощность слоя 0,3 м.

**Слой 5.** Песок среднезернистый, неслоистый, светло-желтый. Из аммонитов встречен только *Choffatia cardoti* (Petitclerc). Мощность 0,3 м.

#### **Средний келловей, зона Jason**

**Слой 6.** Песок глинисто-алевритистый, бурый, переходящий в плотный железистый песчаник, образующий крупные караваяобразные или плитообразные стяжения. Внутри стяжений песчаник становится черным, фосфатизированным. Изрезка встречаются пиритовые конкреции. *Kosmoceras (Gulielmites) medea medea* Call., *Gul. (Gul.) guilielmii* (Sow.), *C. (R.) milashevici milashevici* (Nik.), *Ps. cuneatum* Sas., *Ind. mutatus* (Traut.), *Grossouvria nikitinoensis* (Sas.). Мощность 0,2-0,4 м.

**Слой 7.** Песок среднезернистый, желтовато-пепельно-серый или белый, с косыми прослойками бурого глинистого песка, образованные за счет проникновения вышележащего породы слоя. Аммониты не обнаружены. Мощность 0,3-0,4 м.

**Слой 8.** Песок среднезернистый, глинисто-алевритистый, бурый. Подошва неравномерно-волнистая, с частыми косыми прослоями вмыва в нижележащий слой. Аммониты встречаются очень редко в виде песчаных ядер. Определен только *Kosmoceras (Gulielmites) jason* (Rein.). Мощность 0,8 м.

**Слой 9.** Песок средне-мелкозернистый, алевритистый, интенсивно биотурбированный, рыжеватого-серый или серовато-рыжий, с пятнистой и крапчатой текстурой. Биотурбации представлены плотно сомкнутыми ходами илоедов, заполненных серой глиной. В нижней части слоя биотурбированность плавно уменьшается и порода слоя плавно переходит в породу нижележащего слоя. Подошва нерезкая. Окаменелости очень редки и фрагментарны. Среди аммонитов найден *C. (R.) milashevici milashevici* (Nik.). Мощность 0,6-0,7 м.

#### **Зона Coronatum**

**Слой 10.** Глина алевритистая, сильно оолитовая в верхней части слоя, черно-желтовато-бурая. Нижняя часть слоя песчанистая, имеет более темную окраску и резко отграничена от предыдущего слоя. В верхней части слоя встречается много раздавленных ядер аммонитов *Erymnoceras coronatum* (Brug.), *K. (Gulielmites) obductum* (Buckm.), *K. (Kosmoceras) bigoti* Douv., *K. (K.) fibuliferum* (Buckm.), *K. (Zugokosmoceras) grossouvrei* Douv., *Gul. (Spinikosmoceras) castor* (Rein.), *Pseudopeltoceras* sp.. Мощность 0,7 м.

#### **Верхний келловей, зона Athleta**

**Слой 11.** Глина буровато-серая, насыщенная крупными железистыми оолитами. В подошве проходит горизонт конкреций серого оолитового мергеля, ореховидного или картофелевидного габитуса. Конкреции встречаются двух типов: сингенетичные, с мягкой облочкой, переходящей в матрикс слоя, и переотложенные - гладкие, с твердой, иногда глянцевой поверхностью и более мелкими оолитовыми зёрнами. Оба типа конкреций отличаются составом аммонитов: в переотложенных найден *K. (Z.) phaeinum* (Buckman), в сингенетичных - *K. (Lobokosmoceras) proniae* Teiss. *K. (K.) gemmatum* Phill., *Funiferites patruus* (Eichw.) emend (Nik.) и др. Подошва резкая, волнистая. Мощность 0,05 м.

**Слой 12.** Глина буровато-серая или бурая с крупными железистыми оолитами. Ближе к подошве размер оолитовых зёрен уменьшается. Мощность 0,3 м.

### **Зона Lamberti**

**Слой 13.** Мергель буровато-серый или серый, оолитовый, часто в виде глыбовидных конкреций или образующий стяжение в форме плиты. Слой образует маркирующий горизонт в разрезе. Среди аммонитов определены *Lamberticeras henrici* Douville, *K. (Lobokosmoceras) geminatum* (Buckman), *K. (K.) spinosum* (Sow.). Мощность 0,1-0,2 м.

**Слой 14.** Глина алевритистая, бурая с крупными железистыми оолитами. Мощность 0,05-0,1 м.

**Слой 15.** Мергель буровато-серый или желтовато-серый, оолитовый, состоящий глыбовидных конкреций, иногда в виду двух, налегающих друг на друга, горизонтов. Слой образует маркирующий горизонт в разрезе. Аммониты встречаются часто, в виде не деформированных ядер. Нами найдены только космоцератиды - *K. (K.) spinosum* (Sow.), *K. (K.) transitionis* (Nik.). В работе Н.Т. Сазонова (1957) из этого слоя отмечаются образцы, которые здесь определены как следующие виды: *Quenstedtoceras paucicostatum* (Lange), *L. pseudolamberti* Sintzow, *L. praelamberti* Douville (см. ниже). Мощность 0,15-0,2 м.

**Слой 16.** Глина буровато-серая с крупными железистыми оолитами. Аммониты не обнаружены. Мощность 0,1 м.

### **Нижний оксфорд, зона Mariae**

**Слой 17.** Глина тонко-горизонтально-слоистая, иногда листоватая, темно-серая, пластичная. Аммониты встречаются в виде пиритизированных ядер, такие как (по Н.Т. Сазонову, *ibid*) *Cardioceras (Scarburgiceras) praecordatum* Douville, *Sagitticeras smorodinae* (Sas.). Мощность до 1,5 м.

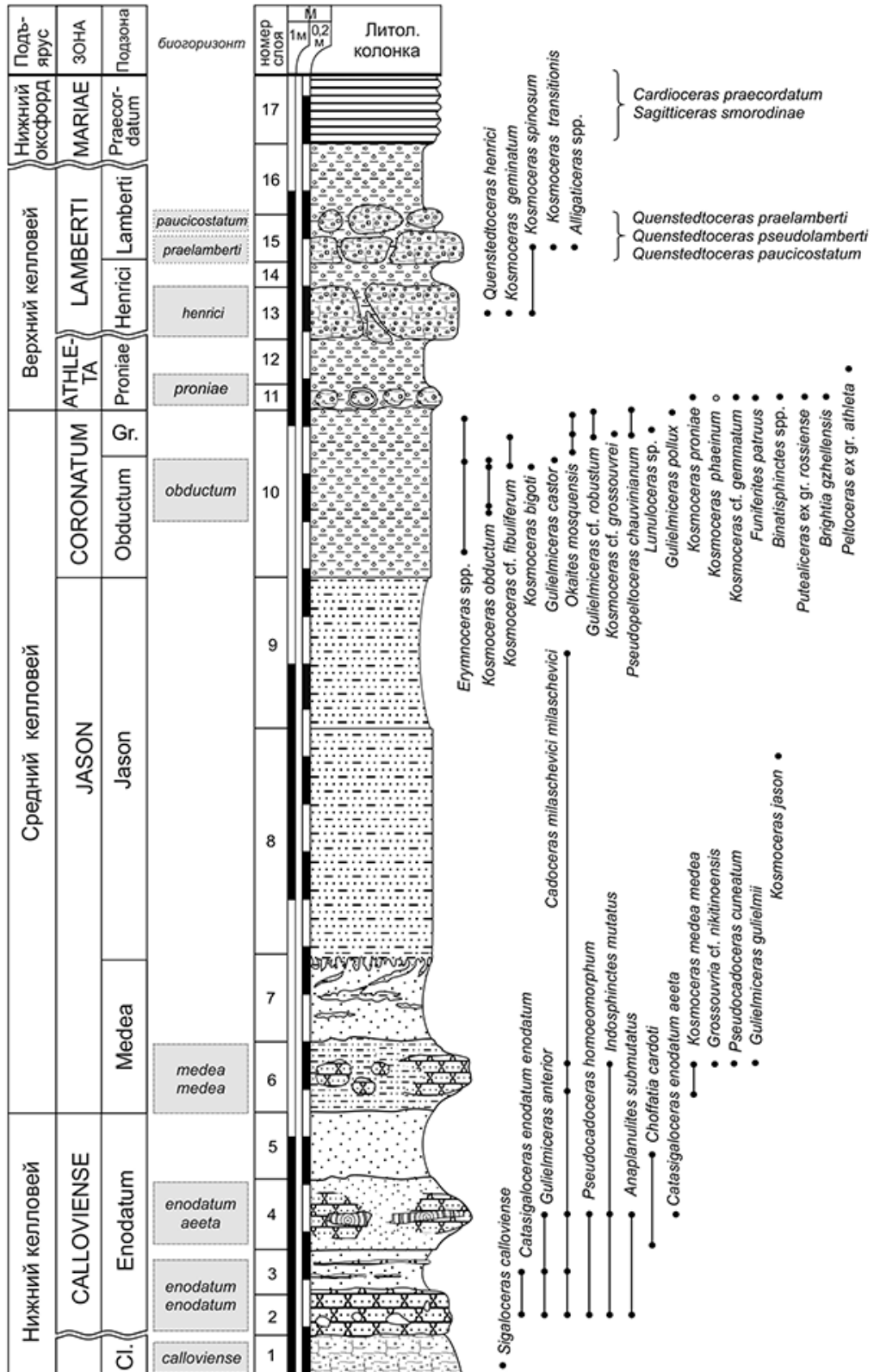


Рис. 2.2.15. Распределение аммонитов и биостратиграфическое расчленение келловей и оксфорда разреза Алпатьево.

Нижняя часть описанного разреза, отвечающая пограничному интервалу нижне-среднего келловей, хорошо охарактеризована палеонтологически, благодаря чему выделяются инфразональные подразделения в подзоне Enodatum и нижней части зоны

Jason. В подзоне Enodatium установлены два верхних биогоризонта *enodatium enodatium* и *enodatium aeeta*, которые перекрываются биогоризонтом *medea medea*. Эта последовательность полностью повторяет аналогичный интервал в разрезе у г. Елатьма. В слое 5 не найдено катасигалосерасов или космоцерасов, поэтому принадлежность ее к нижнему или среднему келловею может быть определена по сопутствующим аммонитам. Нахождение в этом слое вида *Choffatia cardoti* (Petit.), характерного для зоны Calloviense, позволяет относить этот слой к кровле нижнего келловея.

Слои 8 и 9 уверенно отнесены к подзоне Jason по нахождению вида-индекса в слое 8 и *Cadoceras milashevici milashevici* (Nik.) в слое 9. Инфразональные подразделения здесь не выделяются. Это связано с тем, что в средней части разреза (слои 7-9) аммониты встречаются редко и имеют плохую сохранность, вследствие чего их можно определить, в лучшем случае, до вида, а биогоризонты в зоне Jason выделены по подвидам вида *K. jason*.

Зона Coronatum целиком соответствует слою 8, в котором уверенно можно установить подзоны, а из инфразональных подразделений только биогоризонт Obductum. Более высокие биогоризонты в этой зоне установить не удастся, поэтому о биостратиграфических пропусках можно судить только гипотетически.

В слое 11 аммонитовый комплекс имеет смешанный состав, состоящий из аммонитов двух нижних подзон верхнего келловея – Phaeinum и Proniae. Аммониты, характерные для первой подзоны, включая вид-индекс *Kosmoceras phaeinum* (Buckman), найдены только в переотложенных конкрециях, в то время как виды, присущие второй подзоне – в сингенетичных. Поэтому данный слой отнесен к подзоне Proniae, а подзоне Phaeinum отвечает перерыв.

Слои 13-16 отнесены к зоне Lamberti. *Lamberticeras* нами найден только в слое 13, что позволило установить биогоризонт *henrici*. В остальных слоях встречены только космоцератиды, по которым невозможно определить биогоризонты основной последовательности, выделенные по кардиоцератидам. Однако в работе Н.Т. Сазонова (1957, с. 61) указывается два 4 вида кардиоцератид из слоя 2 (слой 15 нашего описания), переопределение которых дано ниже:

**Табл. 2.2.4.** Определение аммонитов из келловея разреза Алпатьево в работе Сазонова (1957).

Определение Н.Т. Сазонова	Изображение в (Сазонов, 1957)	Определено здесь	биогоризонт
<i>Quenstedticeras lamberti</i> (Sow.)	табл. 10, ф. 4	<i>Lamberticeras praelamberti</i> (Sow.)	<i>praelamberti</i>
<i>Q. intermissum</i> Buckm.	табл. 12, ф. 4	<i>Quenstedtoceras paucicostatum</i> (Lange)	<i>paucicostatum</i>
<i>Q. irinae</i> Sas.	табл. 10, ф. 3	<i>Lamberticeras pseudolamberti</i> Sintzow	<i>paucicostatum</i>
<i>Q. aff. irinae</i> Sas.	табл. 10, ф. 2	<i>Quenstedtoceras paucicostatum</i> (Lange)	<i>paucicostatum</i>



Эти виды являются характерными реперами двух биогоризонтов зоны Lambertii Западной Европы и Европейской России, поэтому, несомненно, что они не могут быть найдены в одном горизонте. Изучение слоя 15 показало, что образующие его конкреции располагаются в два горизонта, которые не всегда различимы. Поэтому можно предполагать, что образцы аммонитов, изображенные Сазоновым, найдены в разных горизонтах. При этом нижний горизонт конкреций соответствует биогоризонту *praelamberti*, а верхний *paucicostatum*. При такой модели расчленения в зоне Lambertii алпатьевского разреза, как и в разрезах Михайлова, фиксирует пропуск, эквивалентный биогоризонту *lamberti*.

### **Пески**

Карьер «Пески» расположен в юго-восточной части д. Пески (Московская область, Воскресенский район) (рис. 2.2.8а). Юрские отложения в разрезе представлены верхнекелловейским, ниже- и среднеоксфордским подъярусами. Первые описания или схемы разреза приведены в работах, посвященных распределению палинокомплексов (Смирнова и др., 1999) и остракод (Tesakova, 2003), а первое описание разреза с распределением аммонитов дано М.А. Роговым в неопубликованной работе (Рогов, 2001).

В северо-западной стенке карьера на размытой поверхности средне-верхнекаменноугольных известняков с размывом залегают (непосредственный контакт не виден) снизу вверх:

#### **Верхний келловей, зона Athleta**

**Слой 1.** Глина серо-коричневая, оолитовая, с ожелезненной (иногда кварцевой) галькой (до 0,5-2 см в диаметре). Распространение гальки наблюдается до уровня 1 м выше подошвы. Оолиты распределены в породе неравномерно. Наблюдаются три прослоя конкреций (0,25, 0,7 и 1,1 м от подошвы), отличающиеся литологически и палеонтологически. Нижние два горизонта содержат редкие (расстояние между конкрециями в среднем около 20-30 см), небольшие (обычно около 5 см), уплощенные конкреции, состоящие из известковистого оолитового фосфорита. Поверхность конкреций бугристая, неровная. По-видимому, из такой конкреции происходят *Rossienceras svevum* и *Brightia (Glyptia) cf. canaliculata*, *Funiferites patruus* (Eichw.), найденные в отвалах. Конкреции третьего прослоя значительно крупнее, чем в предыдущих прослоях (до 20 см в диаметре при толщине до 10 см). Они состоят из плотного оолитового мергеля, серого в центральных частях и обычно бежевого по краям; поверхность конкреций неровная, бугристая. Сами конкреции распределены в глине весьма неравномерно: местами они образуют линзу из нескольких конкреций, соприкасающихся краями, но иногда

располагаются на расстоянии до 1 м друг от друга. В конкрециях *in situ* встречены обломки аммонитов: *Kosmoceras rowlstonense* (Young et Bird) и *Alligaticeras* sp. плохой сохранности; в отвалах найдены *Pseudopeltoceras* cf. *leckenbyi* (Bean), *Brightia* (*Glyptia*) *tenuicostata* Rogov, *B. (Brightia) gzhellensis* Rogov, *Funiferites funiferus* (Phillips), вероятно происходящие из этого прослоя. Мощность 1, 2 м.

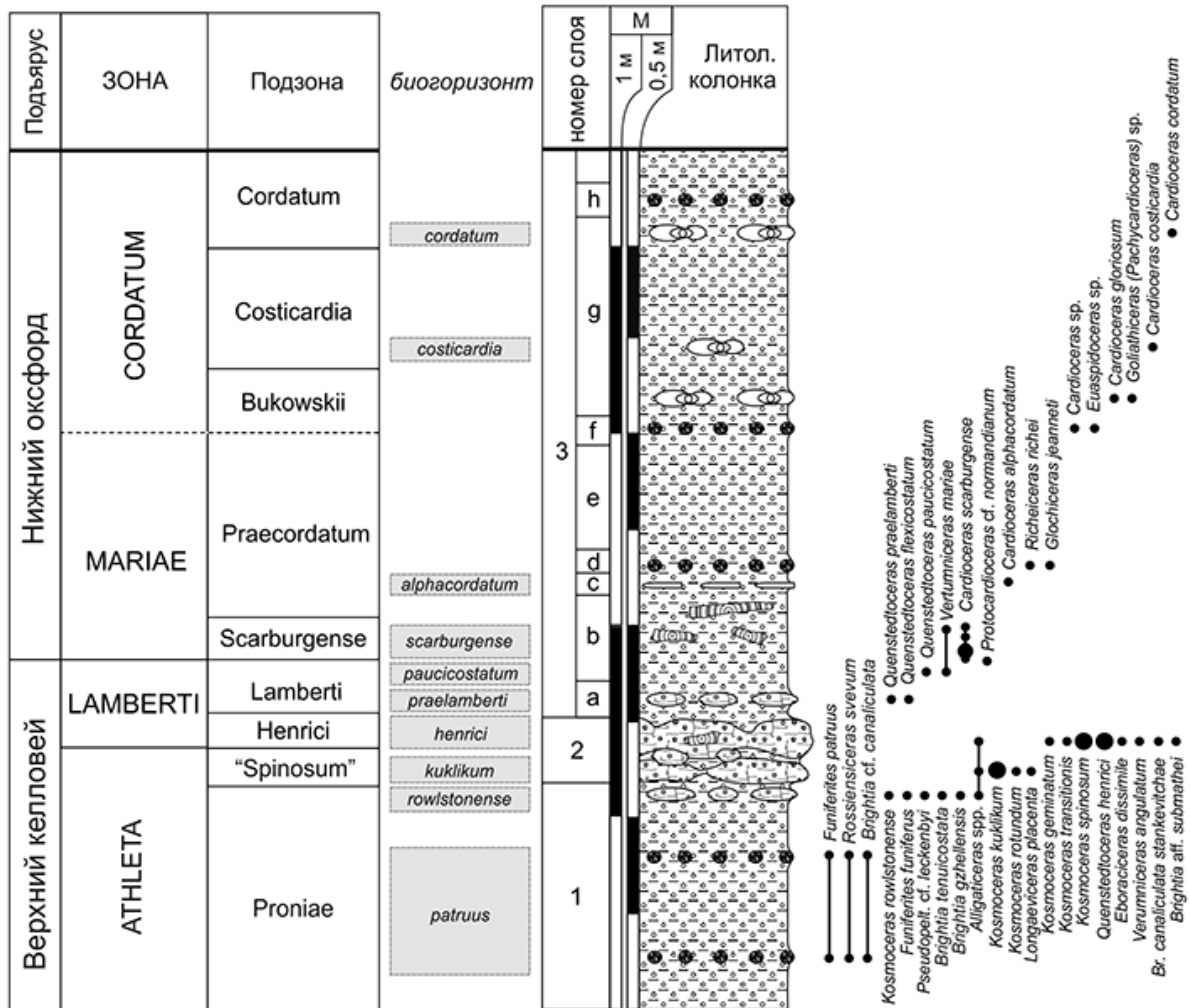


Рис. 2.2.16. Распределение аммонитов и биостратиграфическое расчленение в келловее и оксфорде разреза Пески.

### Зоны Athleta - Lamberti

**Слой 2.** Мергель оолитовый белый, иногда (при контакте с грунтовыми водами) с рыжей коркой по краю и трещинам, образующий два нечетко отделенных друг от друга горизонта конкреций различной формы и размеров. Иногда конкреции в соседних горизонтах соединяются друг с другом посредством субвертикальных анастомозов. Кровля конкреций часто неровная, образующая хардграунд, инкрустированный раковинами серпулид. Последние часто располагаются на поверхности ядер аммонитов. Слой в разрезе образует маркирующий горизонт. В этом слое впервые в разрезе

появляется окаменелая древесина. Среди аммонитов в нижнем горизонте конкреций встречены: *Kosmoceras (Lobokosmoceras) kuklikum* (Buckman), *Kosmoceras (Kosmoceras) rotundum* (Quenst.), *Longaeviceras placenta* (Leck.). В верхнем горизонте найдены *Lamberticeras henrici* Douville, *Eboraciceras dissimile* (Brown), *Alligaticeras* sp. (с соотношением 7:1:1). У *Quenstedtoceratinae* преобладают макроконхи (был найден только один сомнительный микроконх). По-видимому, из этого горизонта происходят также, найденные не *in situ*, *Kosmoceras (Lobokosmoceras) geminatum* (Buckman), *Alligaticeras rotifer* Buckm., *Orionoides purpurus* Spath, *Lamberticeras* spp., *Eboraciceras* spp., *Quenstedtoceras angulatum* Troitz., *Brightia (Glyptia) canaliculata stankevitchae* Rogov, *B. (Brightia) aff. submathei* (Lee), *Lamellaptychus* sp. ind. Мощность 0,15-0,25 м.

**Слой 3.** Глина серая, неяснослоистая, неравномерно оолитовая с разнообразными включениями, на основании чего в слое выделяется несколько горизонтов:

**3а** (0,1-0,2 м выше подошвы) - горизонт редких конкреций белого оолитового мергеля, практически неотличимых от конкреций слоя 2, но менее крепкие и по краям переходящие сначала в белую известковистую, оолитовую глину, а затем - в серую, оолитовую глину. В конкрециях встречены аммониты *Lamberticeras praelamberti* Douville, *Quenstedtoceras flexicostatum* (Phill.).

**3б** (0,2-0,7 м выше подошвы) – прослой, в котором часто встречаются крупные обугленные стволы древесины.

#### **Нижний оксфорд, зона *Mariae***

**3с** (0,7-0,8 м выше подошвы) – горизонт конденсации ростров белемнитид.

**3д** (0,8-1 м выше подошвы) – прослой фосфоритовых конкреций, аналогичных нижним слоям конкреций из слоя 1, но преимущественно округлой формы и с меньшим количеством оолитов. Из этих конкреций происходят *Taramelliceras richei* (Loriol) и *Coryceras jeanneti* Gygi.

**3е** (1 – 1,5-1,7 м выше подошвы) – прослой без включений.

#### **Зона *Cordatum***

**3ф** (1,5-1,7 м выше подошвы) – горизонт конкреций как и в горизонте 3д. Отдельные конкреции достигают размера 10-15 см. В прослое найдены *Cardioceras* sp. и *Euaspidoceras* sp. ind.

**3г** (1,7-2,7 м выше подошвы) – прослой с тремя горизонтами крупных (до 0,3 м в диаметре) раковин аммонитов, расположенных горизонтально. Раковины снаружи деформированы, а внутри замещены фосфоритом и сохраняют форму. В нижнем горизонте определены *Cardioceras (Scarburgiceras) gloriosum* Arkell, *Goliathiceras*

(*Pachycardioceras*) sp., в среднем - *Cardioceras* (*Cardioceras*) *costicardia* Buckman, и в верхнем – *C. (C.) cordatum* (Sow.).

**3h** (2,8 - 3 м выше подошвы) - прослой конкреций как и в горизонте 3d.

Мощность слоя около 3 м.

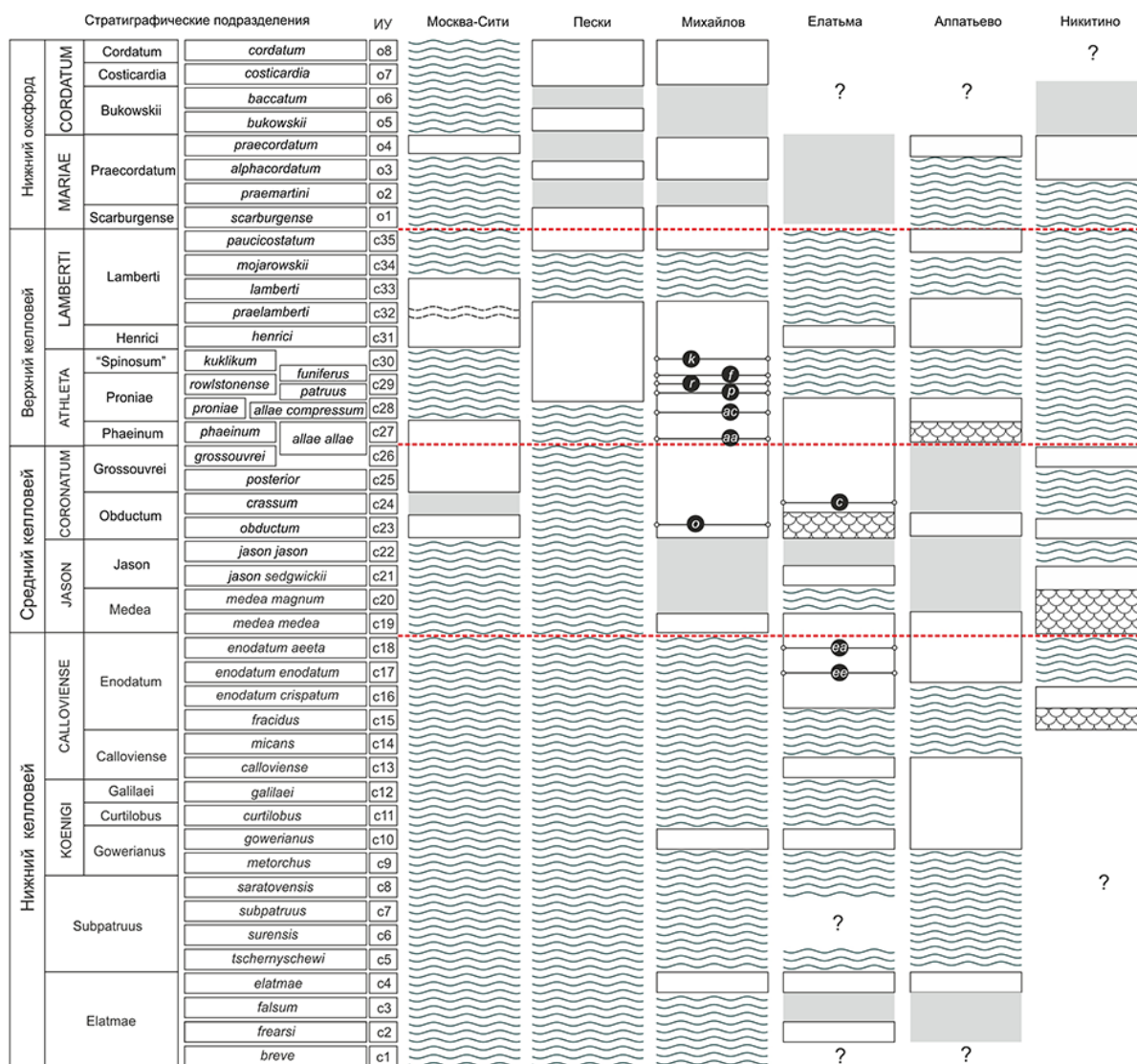
Выше залегают суглинки и пески четвертичного возраста.

Разрез представляет литологически монотонную последовательность отложений, в которой прослеживается почти полный объем инфразональных подразделений в верхней части зоны *Athleta*, зоны *Lamberti* и нижнего оксфорда (**рис. 2.2.16**). На основании этой последовательности установлены все зоны и подзоны в данном интервале, характерные для Западной Европы и Европейской России. Она полностью повторяет структуру биостратиграфической шкалы в разрезе у г. Михайлов, в том числе и биостратиграфические пропуски. Большинство находок аммонитов приурочено к конкреционным горизонтам, в то время как промежуточные интервалы почти не содержат аммонитов. Это не позволяет в данный момент установить всю последовательность биогоризонтов стандартной шкалы в данном разрезе. Тем не менее, биогоризонты *proniae*, *lamberti*, *praemartini*, *praecordatum* и *bukowskii* могут быть установлены в интервалах между горизонтами конкреций после дополнительных исследований. Положение зон и подзон и их границ установлено по присутствию характерных для них биогоризонтов, чьи виды-индексы надежно определены. Исключение составляет подзона *Bukowskii*, установленная в разрезе по сопутствующим видам, в первую очередь *Cardioceras* (*Scarburgiceras*) *gloriosum*, который присущ данной подзоне в Англии (Arkell, 1946). В настоящее время нет оснований считать, что разрез содержит биостратиграфически различимые перерывы выше келловей-оксфордской границы. Последняя надежно выделяется между биогоризонтами *paucicostatum* и *scarburgense*. Она проходит в нижней части прослоя 3b между конкреционными горизонтами 3a и 3d, которая лучше всего охарактеризована аммонитами и не содержит существенных признаков конденсации.

Возможно, лишь биогоризонт *lamberti* выпал из общей последовательности вследствие перерыва, который не сопровождается литологическими изменениями. Это доказывается непосредственным налеганием биогоризонта *paucicostatum* на биогоризонт *praelamberti*. Аналогичное строение границы келловей и оксфорда наблюдается и в других разрезах данного региона. Так, в разрезе у г. Михайлов мы также видим непосредственное налегание биогоризонта *paucicostatum* на биогоризонт *praelamberti*, что, к тому же, сопровождается сменой литологического состава.

Келловей-нижний оксфорд бассейна р. Оки характеризуется наиболее полными структурой и объемом, по сравнению с другими территориями. Он включает почти все зоны и подзоны, кроме зоны *Subpatruus*, присутствие которой не доказано ни в одном разрезе. Инфразональный объем представлен 35 биогоризонтами, что составляет 81% полного объема относительно регионального стандарта (рис. 2.2.17). В нижнем келловее сводного разреза не установлены биогоризонты *breve*, *falsum*, *tschernyschewi*, *surensis*, *subpatruus*, *saratovensis*, *metorchus*, *micans*; в среднем келловее - *jason jason*; в верхнем келловее - *mojarovskii*; в нижнем оксфорде - *praemartini* и *baccatum*. Предположительно, некоторые из них могут быть установлены в отдельных разрезах после нахождения или подтверждения в эквивалентных слоях видов-индексов. Например, присутствие биогоризонтов *surensis* и *subpatruus* возможно в разрезе Елатьма, поскольку их виды-индексы не раз указывались при описании разреза (Nikitin, 1885; Сазонов, 1957). Также некоторые разрезы, обладающие относительно большой мощностью между двумя близкими по положению биогоризонтами и без видимых литологических признаков перерыва в данном интервале, могут содержать слои, эквивалентные биогоризонтам, расположенным между ними в региональном стандарте. Такие слои присутствуют в среднем келловее разрезов Алпатьево и Михайлов, нижнем оксфорде разрезов Михайлов, Елатьма, Пески и др.

В структурном отношении бассейн р. Оки относится к территории северо-западной части Рязанско-Саратовского прогиба. Инфразональный объем закономерно меняется от его краевой части на западе (Москва-Сити, Пески) к внутренним частям на юго-востоке (Михайлов, Елатьма, Никитино) в сторону его увеличения. В западных разрезах полностью отсутствует нижний келловей и сокращен инфразональный объем среднего-верхнего келловее и нижнего оксфорда. Это свидетельствует, с одной стороны, о существовании в конце средней юры тектонического контроля морского осадконакопления в области Рязанско-Саратовского прогиба, и с другой - о различной устойчивости осадконакопления в различных его частях.



**Рис. 2.2.17.** Инфразональный объем и схема сопоставления возрастных интервалов и перерывов в разрезах келловей и нижнего оксфорда бассейна р. Оки. Белым цветом показан достоверный возрастной интервал; серым цветом - вероятный, но недостаточно доказанный биостратиграфически; чешуйчатой заливкой - в конденсированном горизонте. Волнистой штриховкой обозначены достоверно выявленные перерывы, волнистой пунктирной штриховкой - вероятные. Кружками показаны стратотипические уровни для отдельных биогоризнтов (aa - *allae allae*, ac - *allae compressus*, c - *crassum*, ea - *enodatum aeeta*, ee - *enodatum enodatum*, f - *funiferus*, k - *kuklikum*, o - *obductum*, p - *patruus*, r - *rowlstonense*).

## Саратовское Поволжье

### Дубки

Один из лучших разрезов пограничных отложений верхнего келловей и нижнего оксфорда в Европейской России. Он был открыт и впервые охарактеризован В.Б. Сельцером (1999) как перспективный опорный разрез границы келловей-оксфорда Нижнего Поволжья. Первая схема строения разреза и распределения в нем аммонитов дана только для части нижнего оксфорда (Рогов, Егоров, 2003), а полное описание всего интервала келловей и оксфорда впервые приводится В.В. Митта (Keupp, Mitta, 2004).

Также в работе Койпа и Митта впервые проведено инфразональное расчленение разреза и установлены фаунистические горизонты верхнего келловей и нижнего оксфорда. Детальное описание разреза М.А. Роговым и Д.Н. Киселевым в 2003 г. позволило уточнить инфразональное деление и положение келловей-оксфордской границы, а в дальнейшем предложить разрез в качестве кандидата на роль GSSP оксфордского яруса (Kiselev, Rogov, 2004; Kiselev et al., 2013).

Разрез «Дубки» расположен в карьере в 5,5 км северо-восточнее Саратова, между пос. Дубки и шоссе Р-228, у заброшенной птицефермы (51°40' 22.14" N, 46°01' 18.12" E). В 1998-2001 гг. в нижней части разреза наблюдались выходы зоны Athleta, в настоящее время полностью затопленные. В настоящее время доступна для изучения десятиметровая пачка глинистых пород, где снизу вверх обнажаются следующие слои (рис. 2.2.18):

**Слой 1.** Глина темно серая, в сухом виде светло серая, с редкими буроватыми пятнами, неслоистая известковистая, слабо биотурбированная, с многочисленными прослоями фосфатно-карбонатных конкреций (на уровнях 210, 220, 235, 385, 460, 470, 635, 690 см от уреза воды) и встречающимися обычно поодиночке крупными стяжениями мергеля (на уровнях 125, 345, 490, 5100, 660 см от уреза воды). В большом количестве встречается пирит. Иногда встречаются участки, обогащенные детритом и фрагментами древесины. На разных уровнях, особенно в биогоризонте *scarburgense*, наблюдаются линзовидные тонкие (обычно менее 1 см) горизонты с большим количеством деформированных раковин аммонитов и двустворок. В слое аммониты чаще всего располагаются горизонтально, но нередки и находки вертикально стоящих аммонитов, как мелких, так и крупных, относящихся к разным группам. Большинство ископаемых обычно встречается группами по несколько экземпляров, особенно это характерно для двустворок и гастропод. Среди двустворок преобладают формы, близкие к *Nuculoma* и *Palaeonucula*, а также *Meleagrinnella* (последние иногда образуют скопления по несколько десятков экземпляров). Реже встречаются *Chlamys*, *Astarte*, *Isognomon*, *Myophorella*, *Grammatodon* и *Gryphaea*. Белемниты почти по всей толще представлены исключительно *Hibolites*, и лишь на двух небольших по мощности интервалах в оксфорде появляются также *Cylindroteuthis*. Мощность 5,4-5,5 м.

Аммониты образуют несколько характерных комплексов:

#### **Верхний келловей, зона Lamberti**

##### ***1a (0-140 см выше подошвы)***

*Lamberticeras henrici* Douv. (табл. 78, фиг. 1; табл. 80, фиг. 18, 19), *L. subflexicostatum* Sintzow, *Cadoceras (Eichwaldiceras) carinatum* (Eichw.), *Quenstedtoceras*

*macer* (Buckm.) (табл. 78, фиг. 9, 10), *Q. leachi* (Sow.), *Kosmoceras* (*Kosmoceras*) *spinosum* (Sow.) (табл. 79, фиг. 6, 7), *Kosmoceras* (*Lobokosmoceras*) *geminatum* (Buckman) (табл. 78, фиг. 8, 9), *Gulielmiceras* ex gr. *arkelli* (Mak.), *Peltoceras subtense* (Bean-Leckenby), *Parapeltoceras pratti* (Spath), *Rursiceras* cf. *caprinum* (Quenst.), *Choffatia poculum* (Leck.).

**1b (140-220 см выше подошвы)**

*Lamberticeras praelamberti* Douv. (табл. 78, фиг. 5, 6), *L. subflexicostatum* Sintzow, *Cadoceras* (*Eichwaldiceras*) *carinatum* (Eichw.), *Eboraciceras dissimile* (Brown) / *ordinarium* (Brown), *Quenstedtoceras intermissum* (Buckm.), *Q. leachi* (Sow.) (табл. 78, фиг. 12, 13), *Kosmoceras* (*Kosmoceras*) *spinosum* (Sow.), *Kosmoceras* (*Lobokosmoceras*) *geminatum* (Buckman), *Gulielmiceras* ex gr. *arkelli* (Mak.), *Peltoceras subtense* (Bean-Leckenby), *Rursiceras annulosum* (Quenst.), *Choffatia poculum* (Leck.), *Putealicerias* ex gr. *puteale* (Stahl),

**1c (220-420 см выше подошвы)**

*Lamberticeras lamberti* (Sow.) (табл. 78, фиг. 3, 4), *L. subflexicostatum* Sintzow, *Q. zietenii* Maire, *Eboraciceras dissimile* (Brown)/*ordinarium* (Brown), *Cadoceras* (*Eichwaldiceras*) *williamsoni* (Buckman), *Quenstedtoceras flexicostatum* (Phill.), *Q. leachi* (Sow.), *Kosmoceras* (*Kosmoceras*) *spinosum* (Sow.), *Kosmoceras* (*Lobokosmoceras*) *geminatum* (Buckman), *Gulielmiceras* ex gr. *arkelli* (Mak.), *Peltoceras subtense* (Bean-Leckenby), *P. athletoides* Lahusen, *Rursiceras annulosum* (Quenst.), *Choffatia poculum* (Leck.), *Sublunuloceras* cf. *nodosulcatum* (Lahusen), *Peltoceratoides eugenii* (Raspail).

**1d (360-475 см)**

*Lamberticeras lamberti* (Sow.) / *pseudolamberti* (Sintzow) (табл. 80, фиг. 20, 21), *Cadoceras* (*Eichwaldiceras*) *williamsoni* (Buckman), *Eboraciceras* cf. *dissimile* (Brown), *Quenstedtoceras angulatum* (Troizk.), *Kosmoceras* (*Kosmoceras*) *transitionis* (Nik.), *Gulielmiceras* (*Mojarowskia*) *mojarowskii* (Nikolaeva et Rozhd.) (табл. 79, фиг. 11, 13), *Grossouvria sulcifera* (Opp.), *Euaspidoceras* cf. *douvillei* (Collot), *Putealicerias douvillei* (Jeannet), *Put. jeanneti* Rogov, *Sublunuloceras* cf. *nodosulcatum* (Lahusen), *S.* cf. *discoides* Spath, *Brightia* ex gr. *socium* (Haas), *Br.* aff. *socini* (Noetling), *Br.* cf./aff. *thouxensis* (Fortwengler, Marchand, Bonnot), *Br.* aff. *sveva* (Bonar.).

**1e (475-520 см)**

*Lamberticeras pseudolamberti* (Sintzow) (табл. 78, фиг. 7, 8), *L. zietenii* Maire, *Quenstedtoceras paucicostatum* (Lange), *Q. orbis* (Maire), *Q. mariae* (Orb.), *Choffatia poculum* (Bean. in Leck.), *Euaspidoceras* cf. *douvillei* (Collot), *Sublunuloceras* cf. *deperditum* (Rollier), ?*Sublunuloceras* aff. *bonarellii* (Loriol), *Brightia* aff. *sveva* (Bonar.).



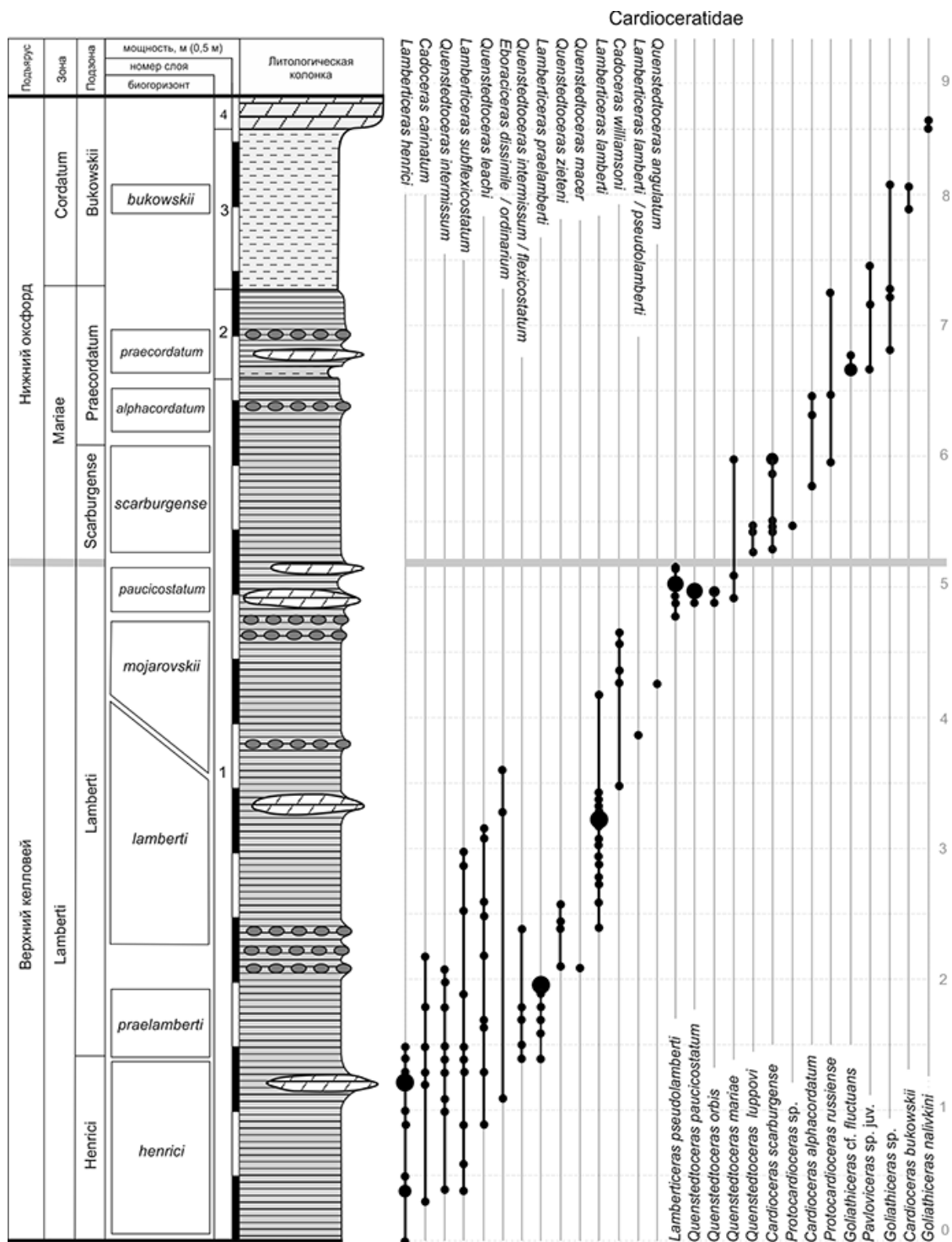


Рис. 2.2.18. Распределение аммонитов и биостратиграфическое расчленение в келловее и оксфорде разреза Дубки (из [Kiselev et al., 2013]).

### Нижний оксфорд, зона *Mariae*

*If* (520-620 см)

*Cardioceras* (*Scarburgiceras*) *scarburgense* (Young et Bird.), *Quenstedtoceras lupповi* (Amannijazov), *Q. mariae* (Orb.), *Subvertebriceras* sp. aff. *stantoni* (Reeside), *Protocardioceras* sp., *Alligaticeras* spp., *Poculisphinctes* sp., *Rursiceras* cf. *torosus* (Oppel),

*Euaspidoceras cf. douvillei* (Collot), *Sublunuloceras cf. deperditum* (Rollier), *Brightia aff. sveva* (Bonar.).

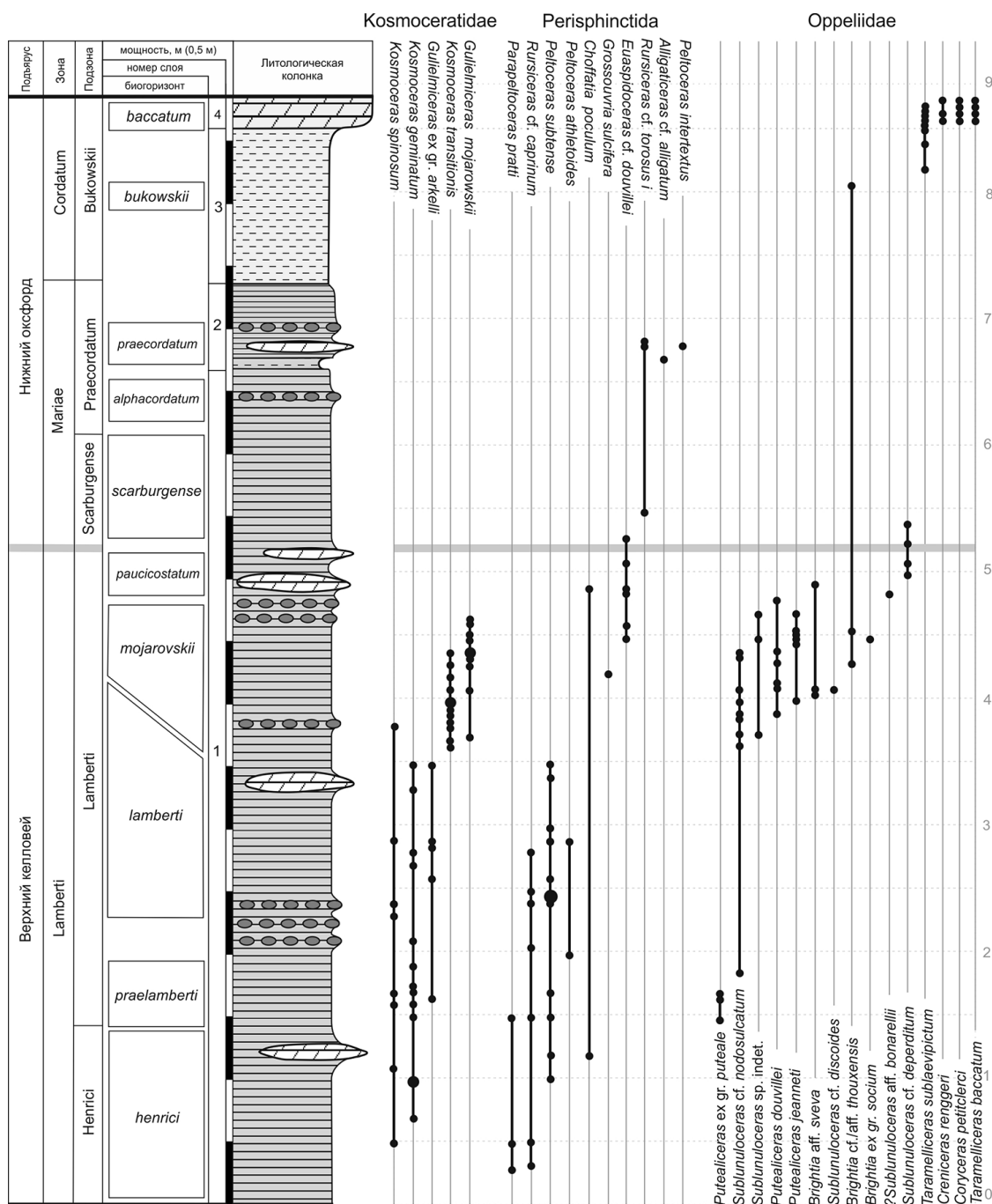


Рис. 2.2.18. Распределение аммонитов и биостратиграфическое расчленение келловей и оксфорда в разрезе Дубки (продолжение).

**1g (620-670 см)**

*Cardioceras (Scarburgiceras) alphacordatum* Spath, *Protocardioceras russiense* (Sasonov), *Alligaticeras cf. alligatum* Buckman.

**Слой 2.** Глина темно-серая, пестро окрашенная, с прослоями и пятнами охристой глины, неслоистая. В основании проходит горизонт лепешковидных и караваяобразных конкреций мергеля желтовато-серого. В глине и в конкрециях встречены аммониты

*Cardioceras (Scarburgiceras) praecordatum* Douv. (табл. 79, фиг. 17-19), *Goliathiceras* cf. *subsidericum* (Maire), *Pavloviceras* sp. juv., *Peltoceras intertextus* (Buckman), *Rursiceras* cf. *torosus* (Oppel), *Alligaticeras* cf. *bernensis* (Loriot). Мощность слоя 0,6 м.

**Слой 3.** Глина алевролитистая, светлая, желтовато-серая, пестро окрашенная, с лимонитовыми примазками, неслоистая, загипсованная. Аммониты встречаются редко, из которых определены *Cardioceras (Scarburgiceras) bukowskii* Maire, *Goliathiceras* cf. *fluctuans* (Pavlow), *Brightia* cf./aff. *thouxensis* (Fortwengler, Marchand, Bonnot), *Richeiceras* sp. Мощность 1,25 м.

### **Зона Cordatum**

**Слой 4.** Мергель серовато-желтый, крепкий, с редкими аммонитами плохой сохранности *Goliathiceras nalivkini* (Borissjak), *G.* cf. *subgoliath* (Maire), *Creniceras renggeri* (Opp.), *Coryceras petitclerci* Gygi, *Taramelliceras baccatum* (Buk.), *T. sublaevipictum* (Sinzov). Мощность 1,25 м.

В разрезе «Дубки» обнажается пачка литологически однородных глин, внутри которой не отмечается следов несогласного залегания. Выявленная последовательность из 10 аммонитовых комплексов представлена 29 видами (подвидами) кардиоцератид, 5 – космоцератид, 10 – перисфинктида, 14 – оппелиид. Относительная непрерывность разреза дает возможность наблюдать сегменты филогенетических линий в нескольких семействах аммонитов, в первую очередь у кардиоцератид. Последние представлены филемами *Lamberticeras* и *Quenstedtoceras*. Макроконховая филема *Lamberticeras* обнаруживает наибольшее количество звеньев: *L. henrici* – *L. praelamberti* – *L. lamberti* – *L. pseudolamberti* – *C. scarburgense* – *C. alphacordatum* – *C. praecordatum* – *C. bukowskii*. В микроконховой линии *Quenstedtoceras* прослеживается несколько меньшее число звеньев: *Q. intermissum* – *Q. flexicostatum* – *Q. paucicostatum* – *Q. lupповi*. Аналогичная последовательность эволюционных звеньев наблюдаются и в Западной Европе, на основании которой была разработана детальная биостратиграфическая шкала верхнего келловея Суббореальной провинции (Callomon, 1964; Marchand, 1978, 1979, 1986; Callomon, Sykes, 1980; Thierry et al., 1997 и др.).

По распространению видов-индексов в разрезе «Дубки» удается установить 6 западно-европейских биогоризонтов (рис. 2.2.18), выделенных по кардиоцератидам (*henrici*, *praelamberti*, *lamberti*, *paucicostatum*, *scarburgense*, *alphacordatum*, *praecordatum*, *bukowskii*). Их нахождение позволяет различать в разрезе и более крупные подразделения – подзоны *Henrici*, *Praelamberti*, *Lamberti*, *Scarburgense*, *Praecordatum*, *Bukowskii* и,

соответственно, зоны *Lamberti*, *Mariae* и *Cordatum*. На основании такого детального деления, наблюдаемого в разрезе, удастся очень точно определить границу келловее и оксфорда - между зонами *Lamberti* и *Mariae*, биогоризонтами *paucicostatum* и *scarburgense*. Таким образом, разрез верхнего келловее и нижнего оксфорда разреза «Дубки» представляет почти полную последовательность подразделений зоны *Lamberti* и подзоны *Scarburgense*, принадлежащих исключительно западноевропейской шкале.

В аммонитовых комплексах зоны *Lamberti* не найдено начального вида филемы *Quenstedtoceras* (*Q. messiaeni* Marchand et Raynaud) - вида-индекса биогоризонта – *messiaeni* - базального подразделения зоны, выделенного Маршаном в келловее Франции (Marchand, Raynaud, 1993).

Среди аммонитов нижнего оксфорда не отмечено *C. redcliffense* Page et al., *C. woodhamense* Arkell и *C. praemartini* Spath - видов-индексов биогоризонтов *woodhamense* и *praemartini*, выделенных во Франции Маршаном (Fortwengler, Marchand, 1994) и биогоризонтов *redcliffense* и *woodhamense* в Англии (Page et al., 2009a,b). Интервал возможного нахождения этих видов представлен отложениями, где аммониты имеют плохую сохранность, что не позволяет в настоящее время достоверно доказать или опровергнуть присутствие соответствующих подразделений в рассматриваемом разрезе.

Помимо кардиоцератид, в разрезе детально прослежено развитие последних стадий эволюции космоцератид. Впервые установлена стратиграфическая приуроченность почти самого верхнего звена семейства – *Gulielmiceras* (*Mojarowskia*) *mojarowskii* (Nikolaeva et Rozhd.). Распространение вида очень четко фиксируется в разрезе и охватывает интервал, слабо охарактеризованный кардиоцератидами, между биогоризонтами *lamberti* и *paucicostatum*. Выделение космоцерасового биогоризонта *mojarowskii* позволяет заполнить лагуну в шкале кардиоцератидных биогоризонтов, а также обозначить предел стратиграфического распространения космоцератид на Русской платформе.

## Бассейн р. Урал

### Ханская Гора (Беляевка)

Разрез на р. Бердянке в районе Ханской горы, между с. Беляевка и Михайловское, хорошо известен как наиболее показательный разрез келловейского, оксфордского и более верхних ярусов оренбургской юры (Соколов, 1908; Иловайский, Флоренский, 1941; Меледина, 1987; Месежников и др., 1989). В поздних работах преимущественное внимание уделялось келловейской (Меледина, 1987), средне и верхнеоксфордской

(Месежников и др., 1989) частям разреза. Изучение разреза в 2003-2004 гг. автором настоящей работы позволило значительно уточнить биостратиграфическое строение келловейской толщи и детально описать пограничные нижнеоксфордские отложения (Kiselev et al., 2013).

Разрез (51°25' 04.28"N, 55°24' 12.41"E) начинается снизу вверх следующей последовательностью слоев (**рис. 2.2.19**):

### **Средний келловей**

**Слой 1.** Песок мелкозернистый, алевритистый, зеленовато-бурый, в кровле тонко-косослоистый, с глинистыми буроватыми прослойками, в подошве – тонкогоризонтальнослоистый. Верхние 0,1 м слоя, содержат множество окаменелостей в виде ожелезненных ядер и отпечатков раковин *Pinna* (преобладает), *Meleagrinnella*, ринхонеллид (редко), ростров *Lagonibelus* cf. *okensis* (Nik.), чешуй ганоидных рыб. Видимая мощность 0,2-0,5 м.

### **Зона Coronatum**

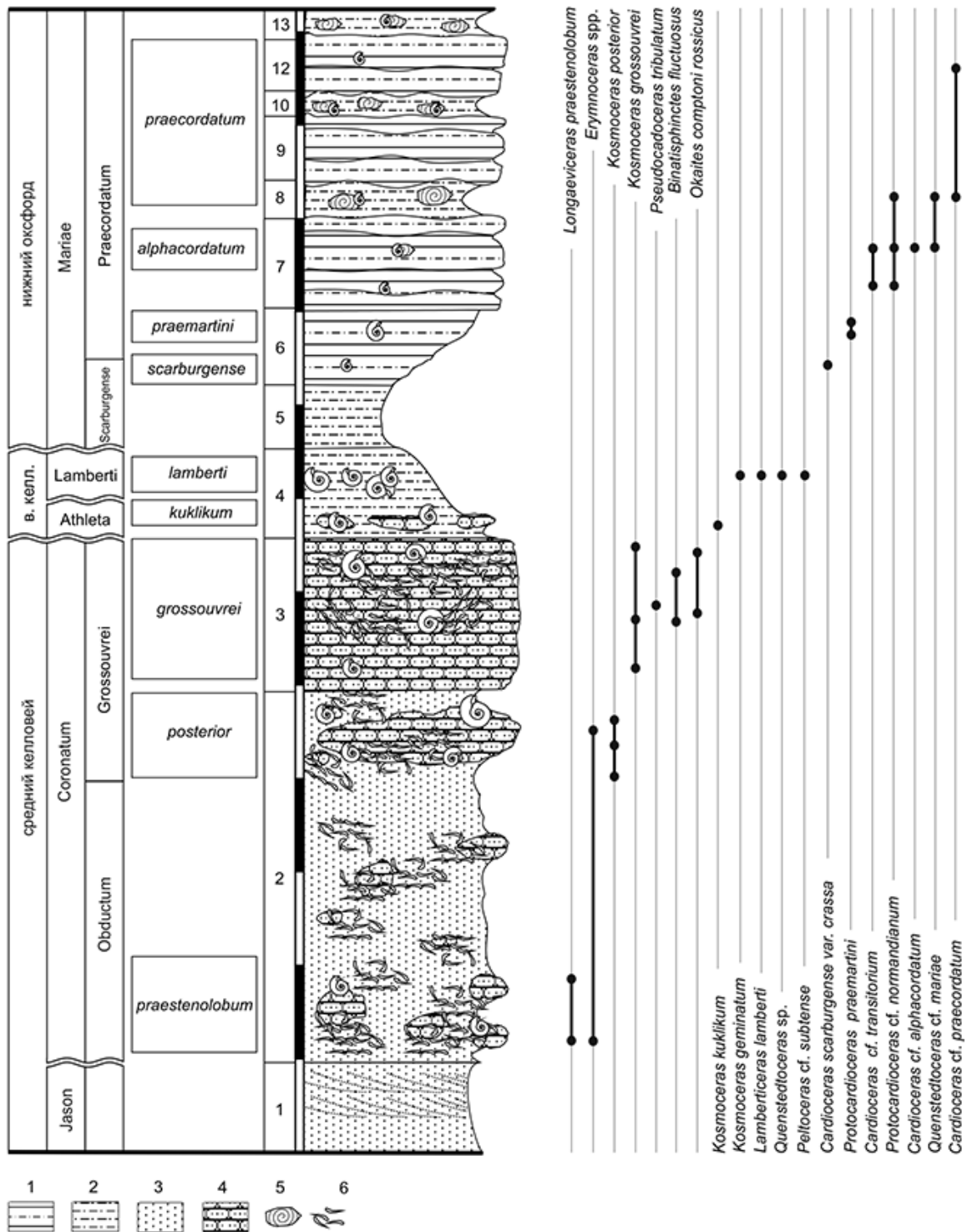
**Слой 2.** Песок мелкозернистый, алевритистый, желтовато-бурый с многочисленными скоплениями ринхонеллид и двустворок, местами образующими ракушняк. Среди двустворок преобладают *Pseudomonotis*, *Oxytoma*, *Gryphaea*. Реже встречаются *Trigonia*, *Pholadomya*, *Myophorella*. По всему слою ракушняковые скопления местами плавно переходят в небольшие конкреции карбонатного песчаника. Последние вблизи кровли образуют слитный горизонт. Аммониты встречаются редко и только вблизи подошвы (нижние 0,2 м) - *Erymnoceras* ex gr. *coronatum* (Brug.), *Longaeviceras* cf. *praesteno lobum* Kiselev et Meledina, и кровли (начиная с горизонта слитных конкреций) - *Erymnoceras doliforme* (Roman), *Kosmoceras* (*Zugokosmoceras*) *posterior* (Brinkmann). Мощность 2 м.

**Слой 3.** Песчаник мелкозернистый, местами алевролитовый, темно-бурый, карбонатный, очень крепкий. Слой изобилует гнездами ринхонеллид и двустворок. Аммониты встречаются очень редко и в виде ядер. Определены *Kosmoceras* (*Zugokosmoceras*) cf. *grossouvrei* Douville, *Platylongoceras tribulatum* (Kiselev), *Binatisphinctes fluctuosus* Buckman, *Okaites comptoni rossicus* (Siem.). Мощность 0,7 м.

### **Верхний келловей, зона Athleta - Lamberti**

**Слой 4.** Песчаник алевритистый, светлый, желтовато-серый или белый, плотный, с многочисленными ихнофоссилиями, преобладающими в кровле. В нижних 0,3 м слоя встречаются скопления двустворок *Gryphaea*, *Pseudomonotis*, образующих банки, и одиночные *Trigonia*, *Myophorella*, *Pleuromya*, *Pholadomya*. Аммониты встречены на двух уровнях. Вблизи подошвы найден *Kosmoceras* (*Lobokosmoceras*) cf. *kuklikum* (Buckman). В

средней части слоя аммониты встречаются наиболее часто: *Kosmoceras* (*Lobokosmoceras*) *geminatum* (Buckman), *Kosmoceras* (*Kosmoceras*) *spinosum* (Sow.), *Lamberticeras* cf. *lamberti* (Sowerby), *Quenstedtoceras* sp., *Peltoceras subtense* (Leck.). Мощность 0,3-0,5 м.



**Рис. 2.2.19.** Распределение аммонитов и биостратиграфическое расчленение в келловее и оксфорде разреза Ханская Гора (Беляевка). Литологические обозначения: 1 – алеврит опоковидный; 2 – алеврит; 3 – песок; 4 – песчаник; 5 – конкреции кремня; 6 – ракушняк. Цена деления линейки мощности 0,5 м.

### Нижний оксфорд, зона Mariae

**Слой 5.** Алеврит песчанистый, рухляковый, буровато-светло-серый, грубо и неравномерно переслаивающийся с более светлыми серыми прослоями. Слой переполнен грифееми и разноориентированными рострами белемнитов *Cylindroteuthis* cf. *spicularis* (Phillips). Мощность 0,1-0,3 м.

**Слой 6.** Алевролит опоковидный, светлый, серовато-желтый, непрочный, оскольчатый. Мощность 0,4 м. В слое найдено два горизонта с аммонитами: нижний (0,05-0,1 м выше подошвы) с *Cardioceras* cf. *scarburgense* var. *crassa* Spath; и верхний (0,25 м выше подошвы) с *Protocardioceras praemartini* (Spath) (табл. 79, фиг. 14).

**Слой 7.** Алевролит опоковидный, известковистый, светлый, серовато-желтый, плотный, с горизонтом кремневых конкреций в середине слоя. Мощность 0,4-0,5 м. В слое найдено два горизонта с аммонитами: нижний (0,12 м выше подошвы) с *Cardioceras* cf. *transitorium* Spath, *Protocardioceras* cf. *normandianum* (Spath); и верхний (0,3 м выше подошвы) с *Cardioceras* cf. *alphacordatum* Spath (табл. 79, фиг. 16), *Cardioceras* cf. *transitorium* Spath, *Protocardioceras* cf. *normandianum* (Spath).

**Слой 8.** Алевролит опоковидный, серовато-зеленоватый, рыхлый, с конкреционными скоплениями окремнелых раковин аммонитов и двустворок. Мощность 0,2 м. Аммониты: *Cardioceras* cf. *praecordatum* Douville (табл. 79, фиг. 15), *Protocardioceras* cf. *normandianum* (Spath).

**Слой 9.** Слой, аналогичный слою 7. Аммониты не найдены. Мощность 0,4 м.

**Слой 10.** Слой, аналогичный слою 8. Аммониты не найдены. Мощность 0,1 м.

**Слой 11.** Слой, аналогичный слою 7. Аммониты: *Cardioceras* cf. *praecordatum douvillei* Maire. Мощность 0,35 м.

**Слой 12.** Алевролит буровато-серый, кремнистый, массивный, образующий в разрезе четко выраженный уступ. Мощность 0,6-0,7 м.

Выше идет ритмичная пачка окремнелых алеврито-песчанистых пород мощностью 2,5 м без аммонитов, выше которых залегают слои среднего оксфорда с последовательностью аммонитов, описанной в работе Месежникова и др. (1989).

Разрез представлен, преимущественно, мелководными осадками, в которых наблюдаются следы неоднократных перерывов. Базальный слой лишен аммонитов, однако присутствие ростров *Lagonibelus* cf. *okensis* позволяет предполагать его принадлежность к зоне Jason.

Вышележащая пачка песков с ракушняковыми гнездами содержит последовательность аммонитовых комплексов, среди которых встречены индексы западноевропейских биогоризонтов *posterior* и *grossouvrei* подзоны *Grossouvrei* зоны *Coronatum*. Основание песчанисто-ракушняковой толщи, вероятно принадлежит к подзоне

Obductum, которая устанавливается не по виду-индексу, который не найден в разрезе, а по сопутствующим видам аммонитового комплекса: *Erymnoceras* ex gr. *coronatum* и *Longaeviceras* cf. *praestenolobum*, характеризующим основание зоны Coronatum (Киселев, Меледина, 2004; Киселев, 2006). Таким образом, зона Coronatum в разрезе не содержит различных несогласий и представлена в полном объеме подзон стандартной шкалы.

Верхний келловей с перерывом залегает на песчанистой плите зоны Coronatum и содержит внутренние несогласия, определяемые биостратиграфически. В его основании найдена форма, близкая к *Kosmoceras kuklikum* - виду, характерному для подзоны Spinosum зоны Athleta. Таким образом, объем перерыва включает большую часть зоны Athleta, в интервале подзон Phaeinum и Proniae.

Верхняя часть слоя 4 принадлежит зоне Lamberti, нижняя граница которой не фиксируется по литологическим признакам. Вышележащая пачка оксфордского яруса отличается выраженным окремнением отложений и характеризует новый этап осадконакопления. Базальный слой 5 этой пачки отвечает начальному этапу осадконакопления и несет следы перемыва (обилие прикрепленного бентоса, скопление белемнитов). Отсутствие аммонитов не позволяет достоверно определить возраст этого слоя, однако, ряд признаков (положение в разрезе между зоной Lamberti и подзоной Scarburgense, обилие среди белемнитов длинноростровых *Cylindroteuthis*)) позволяет предполагать принадлежность слоя к низам подзоны Scarburgense.

Достоверно оксфордские отложения начинаются со слоя 6. Последний и вышележащие слои 7-11 содержат аммонитов зоны Magiae. Аммонитовые комплексы состоят исключительно из кардиоцератид, т. е. носят бореальный характер. Виды, принадлежащие к *C.* (*Scarburgiceras*) и *Protocardioceras*, определены в открытой номенклатуре, т. к. деформированы, но определяются достаточно уверенно. Они образуют детальную последовательность в разрезе, сравнимую с таковой в стратотипическом разрезе Warboys (Англия), описанную в работе Спэта (Spath, 1939) и частично подтвержденную в разрезах Франции (Fortwengler, Marchand, 1994). Последовательность включает отчетливую смену *Cardioceras* cf. *scarburgense* var. *crassa* - *Protocardioceras praemartini* – *C.* cf. *transitorium* (как акме-уровень в низах слоя 7) – *C.* cf. *alphacordatum* - *C.* cf. *praecordatum* - *C.* cf. *praecordatum douvillei*. Смена этих видов позволяет установить в разрезе западноевропейские биогоризонты *scarburgense*, *praemartini*, *alphacordatum*, *praecordatum*, выделенные во Франции, часть из которых установлена и в других разрезах Европейской России. Особыми интервалами распространения характеризуются *C.* cf. *transitorium* и *C.* cf. *praecordatum douvillei*, делает возможным потенциально выделение новых биогоризонтов основной последовательности (по кардиоцератидам).



## Сухая Песчанка

Более низкие горизонты келловея окрестностей Оренбурга обнажаются в известном разрезе различных ярусов юры на р. Сухая Песчанка (Соколов, 1906; Иловайский, Флоренский, 1941; Меледина, 1987). Весь набор приводимых в работах келловейских аммонитов происходит из одного конкреционного слоя (слой «С» – у Иловайского и Флоренского; слой 2 - у Мелединой; рис. 3 в [Киселев, Меледина, 2004]). Из слоя «С» приведены *Kosmoceras jason* (Rein.), *K. jason* var. *subobductum* Пов. et Flor. (найден в осыпи), *K. jason* var. *aenigmatica* Пов. et Flor., *K. gulielmii* (Sow.), *K. gulielmii* f. A, *K. gulielmii* f. B, *K. cf. castor* Rein., *Erymnoceras coronatum* (Brug.) (найден в осыпи), *Cadoceras tscheffkini* (Orb.) (условное определение [стр. 172], найден в осыпи), *C. stenolobum* (Keys.) (найден в осыпи). С. В. Мелединой определены 3 вида аммонитов, взятые in situ из слоя 2: *Kosmoceras jason* (Rein.), *K. gulielmii* (Sow.), *Rondiceras tscheffkini* (Orb.).

Д. И. Иловайский и К. П. Флоренский отнесли слой «С» к среднему келловею. С. В. Меледина писала о вероятном присутствии на Сухой Песчанке обеих зон среднего келловея – и Jason, и Coronatum, возможно в конденсированном виде, поскольку был определен зональный вид-индекс первой из них, а также был найден, хотя и не in situ, вид *Erymnoceras coronatum* (Brug.) – индекс верхней зоны среднего келловея.

Подчеркнем, что Д. И. Иловайский и К. П. Флоренский отмечали большое морфологическое своеобразие ряда видов *Kosmoceras* и вида *Cadoceras tscheffkini*. Изучение коллекций, собранных в разрезе С.В. Мелединой, на настоящем этапе позволило переопределить некоторые экземпляры и уточнить систематическое положение оригиналов из работы Иловайского и Флоренского (Киселев, Меледина, 2004).

Табл. 2.2.5. Определение аммонитов из келловея разреза Сухая Песчанка в работах различных авторов.

Иловайский, Флоренский, 1941	Меледина, 1987	Киселев, Меледина, 2004
<i>Kosmoceras jason</i> (Rein.) (табл. XXVIII, фиг. 54)	<i>Kosmoceras (Gulielmites) jason</i> (Rein.)	<i>Kosmoceras obductum obductum</i> (Buckm.)
<i>K. jason</i> var. <i>subobductum</i> Пов. et Flor. (табл. XXVIII, фиг. 55, 55а)		<i>Kosmoceras obductum obductum</i> (Buckm.)
<i>K. jason</i> var. <i>aenigmatica</i> Пов. et Flor. (табл. XXVIII, фиг. 56, 56а)		<i>Kosmoceras obductum obductum</i> (Buckm.)
<i>K. gulielmii</i> (Sow.)	<i>K. (Gulielmiceras) gulielmii</i> (Sow.)	<i>Gulielmiceras cf. complanatum</i> (Tint.)
<i>K. gulielmii</i> f. A		<i>Gulielmiceras cf. complanatum</i> (Tint.)
<i>K. gulielmii</i> f. B		<i>Gulielmiceras cf. complanatum</i> (Tint.)
<i>Cadoceras tscheffkini</i> (Orb.)	<i>Rondiceras tscheffkini</i> (Orb.)	<i>Longaeviceras praestenolobum</i> Kiselev et Meledina

Присутствие в комплексе видов *Kosmoceras obductum* (Buckm.), *Gulielmiceras* cf. *complanatum* (Tint.) и специфических кардиоцератид, прежде определявшихся как *Cadoceras tscheffkini*, а теперь отнесенных к роду *Longaeviceras*, позволяют сделать вывод о том, что на р. Сухая Песчанка присутствует зона Coronatum, а именно его нижняя подзона Obductum. Также допускалось, что выше, с размывом, залегает верхний келловейский подъярус – зона Athletha, подзона Proniae с подзональным видом-индексом (Киселев, Меледина, 2004, табл. I, фиг. 12, 13).

Новые результаты были получены в результате изучения в 2008 г. автором разреза в верховьях оврага Сухая Песчанка (51°13' 12.64" N, 54°05' 30.79" E).

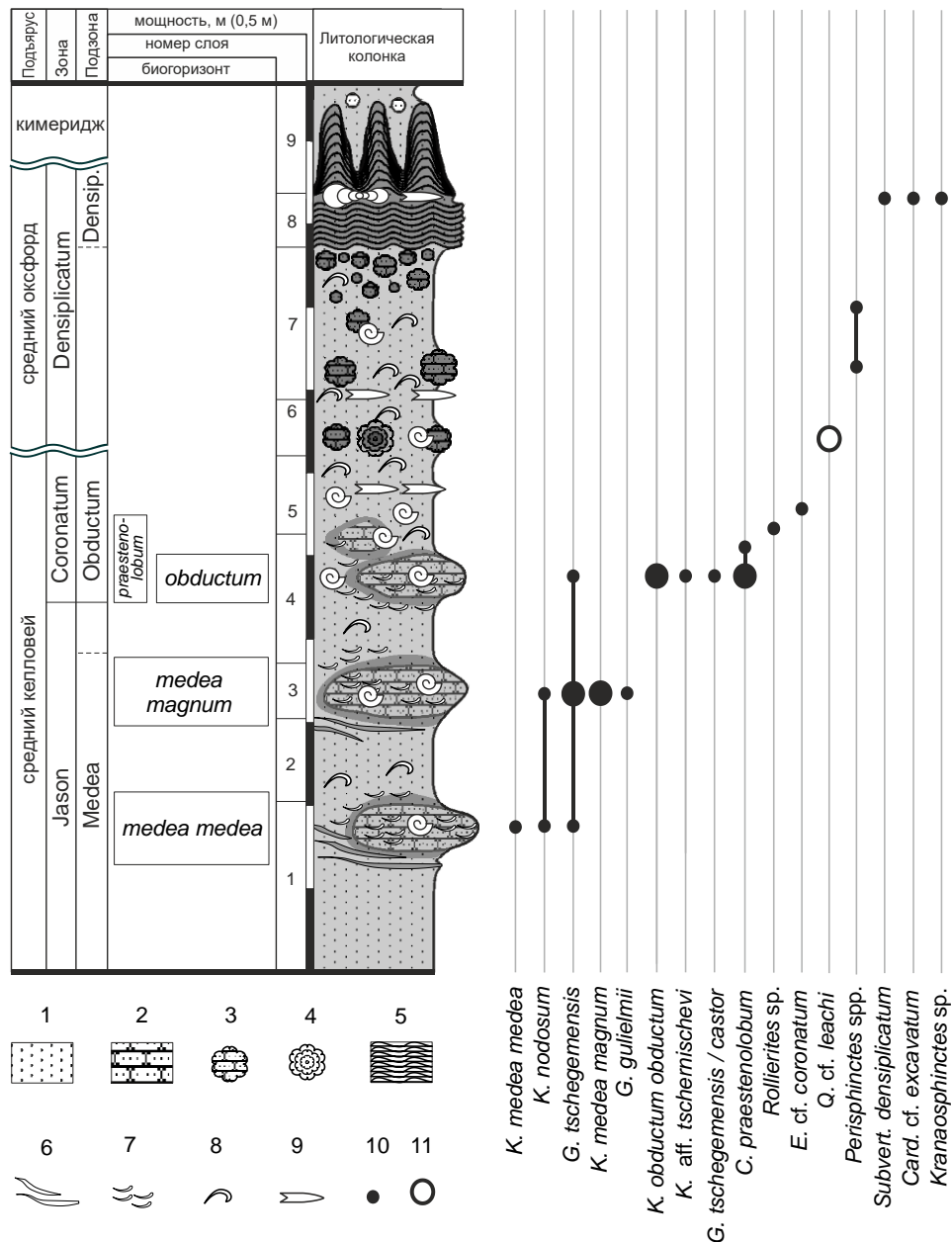
После серьезной расчистки выявлена следующая последовательность слоев (снизу вверх) (рис. 2.2.20):

#### **Средний келловей, зона Jason**

**Слой 1.** Песок мелкозернистый, глинистый, охристо-серый, с прослойками серой глины (мощностью 0,5-0,1 см) и примазками и корочками пиролюзита. В слое изредка встречаются конкреции мергелистого, лимонитизированного песчаника, желтовато серого, неплотного. Конкреции переполнены раковинами ринхоннелид и ядрами моллюсков. Аммониты представлены видовым комплексом биогоризонта *medea medea*: *Kosmoceras (Gulielmites) medea medea* Call., *K.(Kosmoceras) nodosum* Call., *Gulielmiceras (Spinikosmoceras) tschegemensis* (Tschichatschev). Мощность 0,3 м.

**Слой 2.** Песок мелкозернистый, местами глинистый, охристо-бурый, рыхлый, не слоистый. Из фоссилий найдены лишь грифеи (встречаются часто). Мощность 0,5 м.

**Слой 3.** Песок мелкозернистый, глинистый, охристо-серый, с прослойками серой глины (мощностью 0,5-0,1 см) и примазками и корочками пиролюзита. В слое изредка встречаются конкреции мергелистого, лимонитизированного песчаника, желтовато - серого, неплотного. Конкреции переполнены раковинами ринхоннелид и ядрами моллюсков. Аммониты представлены видовым комплексом биогоризонта *medea magnum*: *Kosmoceras (Gulielmites) medea magnum* Kiselev, *Gulielmiceras (Gulielmiceras) gulielmii* (Sow.), *G.(Spinikosmoceras) tschegemensis* (Tschichatschev). Мощность 0,3 м.



**Рис. 2.2.20.** Распределение аммонитов и биостратиграфическое расчленение в келловее и оксфорде разреза Сухая Песчанка. Литологические обозначения: 1 – песок; 2 – песчанник; 3 – окатанные конкреции песчаника фосфатизированного; 4 – конкреции песчаника фосфатизированного со строматолитовой структурой; 5 – песчанник фосфатизированный со строматолитовой структурой; 6 – глинистые прослойки; 7 – ракушняк; 8 – рассеянные грифеи; 9 – сконденсированные белемниты; 10 – находки не переотложенных аммонитов; 11 – находки аммонитов из горизонтов конденсации.

### Зона Coronatum

**Слой 4.** Песок мелкозернистый, рыжевато-бурый, рыхлый, неслоистый. В кровле располагается горизонт рыхлого, «детритовидного» ракушняка, плавно переходящего в нижележащую породу. Горизонт представлен мелкими двустворками, грифеями и ринхоннелидами. Местами ракушняк фосфатизирован и образует уплотненные, но еще рыхлые участки буровато-серого песчаника. Здесь же найдены небольшие (0,3 м) конкреции песчанистого мергеля, желтовато-серого или охристого, с аммонитами и другой фауной. Они образуют два соприкасающихся горизонта с аммонитами подзоны

Obductum: *Kosmoceras (Gulielmites) obductum obductum* (Buckm.), *K. (Kosmoceras) aff. tschernischevi* Nikitin, *G. (Spinikosmoceras) tschegemensis* (Tschichatschew) / *castor* (Rein.), *Longaeviceras praestenolobum* Kiselev et Meledina (табл. 49, фиг. 1,2). Мощность 0,5 м.

**Слой 5.** Песок мелкозернистый, охристо-серый, рыхлый, неслоистый. В слое часто встречаются раковины грифей. Аммониты представлены рыхлыми, песчанистыми ядрами - *Erymnoceras cf. coronatum* (Brug.), *Rollierites* sp. В середине слоя отмечен горизонт скопления белемнитов *Lagonibelus beaumonti* (Orb.), *L. okensis* (Nikitin), *Pachyteuthis* sp. Мощность 0,5-0,7 м.

### **Средний оксфорд?**

**Слой 6.** Песок мелкозернистый, охристо-серый, рыхлый, неслоистый, с переотложенными конкрециями фосфатизированного песчаника. Конкреции представлены двумя типами: а) конкреции со слоистой, «строматолитовой» структурой и б) неслоистые конкреции. Все они несут следы окатанности, но часто имеют и остроугольную форму. В конкрециях найдены аммониты *Quenstedtoceras cf. leachi* (Sow.). Мощность 0,3 м.

**Слой 7.** Песок мелкозернистый, рыжевато-охристый, местами рыжий, с серыми примазками глины, рыхлый, неслоистый. В подошве наблюдается выраженный горизонт ожелезнения с частыми грифееями и рострами белемнитов. В слое часто встречаются округлые, картофелевидные или горохофидные конкреции фосфатизированного песчаника, темно-бурого, с серыми ядрами ихнофоссилий. Ближе к кровле число конкреций увеличивается и они переполняют породу. В них найдены аммониты *Perisphinctes* spp. Мощность 0,5-1 м.

**Слой 8.** Песчаник фосфатизированный, слоистый, биогермовый, со строматолитовой структурой, черный или темно-буровато-серый. Нижняя часть слоя (0,3 м) горизонтально-слоистая; верхняя, состоит из строматолитовых колонн высотой до 0,5 м. Нередко две-три колонны сливаются, но чаще разделены промежутками около 10-20 см. В кровле колонны покрыты коркой фосфорита темно-серого. В середине слоя расположен интервал с горизонтально ориентированными ядрами аммонитов *Cardioceras cf. excavatum* (Sow.), *Subvertebriceras densiplicatum* (Boden), *Perisphinctes* spp., *Kranaosphinctes* sp. и белемнитов. Мощность 0,7-1 м.

Выше располагаются глауконитовые пески кимериджа.

В результате переизучения разреза было выяснено, что келловей здесь представлен только среднекелловейским подъярусом, в объеме двух зон - Jason и Coronatum (как предполагала Меледина). Тем не менее, строение разреза существенно отличается от

ранее описанных в литературе. В основании среднего келловея впервые установлена подзона *Medea*, которая присутствует в полном инфразональном объеме (биогоризонты *medea medea* и *medea magnum*). Подзона *Jason* не установлена, но ей может соответствовать немой интервал в подошве слоя 4.

Зона *Coronatum*, как и ранее предполагалось (Киселев, Меледина, 2004), представлена только подзоной *Obductum*. В базальной части этой подзоны (верхи слоя 4) найдены конкреции с аммонитами, полностью соответствующими по сохранности и таксономической принадлежности аммонитам из слоя «С» в работе Иловайского и Флоренского (1941) и слоя 2 - Мелединой (1987). Макроконховые космоцератиды относятся, в основном, к ранней номинальной разновидности *Kosmoceras obductum obductum* (Buckm.), во многом напоминающая поздних *K. jason jason*, вследствие чего при небольшой выборке этого вида вероятность неправильной диагностики вида и биостратона возрастает (что объясняет определение этим видом космоцератид Иловайским и Флоренским). В этом же горизонте найден *Longaeviceras praestenolobum*, также характеризующий базальную часть подзоны *Obductum*. Поэтому в этом интервале установлены биогоризонт *obductum obductum* основной шкалы и эквивалентный ему альтернативный биогоризонт *praestenolobum*.

В перекрывающих слоях аммониты верхнего келловея найдены только в конденсированных конкрециях вместе со среднеоксфордскими аммонитами. Литологически слой 6 отделяется с трудом от слоя 5 среднего келловея, однако, присутствие горизонта конденсации и смена типов конкреций (в том числе появление конкреций строматолитового типа) свидетельствует о признаках существенном перерыва в данном интервале. Возможно, в других разрезах Сухой Песчанки сохранились линзы верхнего келловея, но в описанном разрезе они, несомненно, размыты.

---

В бассейне р. Урал келловей достоверно представлен в разрезах только средним подъярусом и почти в полном объеме (75% от инфразонального объема шкалы Русской платформы) и сильно сокращенным верхним подъярусом (22%). Базальный нижний оксфорд (зона *Magiae*) в разрезе Бердянка характеризуется наиболее полным строением в пределах Русской платформы (таб. 2.2.6), что позволяет его рассматривать как опорный разрез нижнего оксфорда.

**Табл. 2.2.6.** Схема биостратиграфического расчленения келлового и нижнего оксфорда в разрезах бассейна р. Урал (Оренбургская обл.) в единицах биостратиграфической шкалы Европейской России.

подъярус	зона, подзона		биогоризонт шкалы Европейской России			Ханская Гора	Сухая Песчанка
			И У	основная шкала	альтернативная шкала		
Нижний оксфорд	Mariae	Praecordatum	o4	<i>Car. praecordatum</i>			
			o3	<i>Car. alphacordatum</i>			
			o2	<i>Pr. praemartini</i>			
Верх. келл.	Lamberti	Lamberti	o1	<i>Car. scarburgense</i>			
			c33	<i>Lam. lamberti</i>			
			c30	<i>Kos. kuklikum</i>			
Средний келловогой	Coronatum	Grossouvrei	c26	<i>Kos. grossouvrei</i>			
			c25	<i>Kos. posterior</i>			
			c23	<i>Kos. obductum</i>	<i>L. praestenolobum</i>		
			Jason			?	?
	Jason	Medea	c20	<i>Kos. medea magnum</i>			
			c19	<i>Kos. medea medea</i>			

## Северный Кавказ

### Долина р. Белой

В бассейне р. Белой (западная часть Северного Кавказа) келловогойские отложения расположены преимущественно в средней части долины, между пос. Каменноостский и д. Гузерибль. Их распространение описано в работах В. В. Белоусова (Белоусов, Трошихин, 1937), В. Н. Робинсон (1937), а также И. Никшича (1915) и Т. А. Ломинадзе (1982), где приведена палеонтологическая отложений.

И. Никшич устанавливает в келловогой три зоны - *Peltoceras athleta* (аммониты не указаны), *Stephanoceras coronatum* (дано 11 определений видов аммонитов) и *Macrocephalites macrocephalus* (9 видов аммонитов), относящиеся соответственно к верхнему, среднему и нижнему подъярусам. Им установлен непрерывный характер границы между верхним келловогой и вышележащими кораллово-губковыми известняками. В последних не было найдено аммонитов и они были отнесены к оксфорду условно. На основании изучения аммонитовых комплексов автором был сделан вывод о большом сходстве аммонитовой фауны келловогой рассматриваемого района с таковой центральной части Европейской России.

Т.А. Ломинадзе приводит более подробное описание разреза южнее пос. Каменноостский. Им выделяется 6 слоев и для трех из них приводится перечень видов

аммонитов. Отложения содержат как раннекелловейские (слой 2 – 4 вида) и среднекелловейские (слой 6 - более 8 видов) аммониты, так и позднекелловейские (слой 4 – 4 вида), однако доказывається, что нижний келловей в разрезе отсутствует, поскольку раннекелловейские окаменелости являются сконденсированными в основании среднего келловей. Вышележащие отложения губково-водорослевых известняков (слои 5, 6) отнесены к нижнему оксфорду, однако аммониты из них не указаны.

Изучение этого разреза автором данной работы (в 2004 г.) позволило обнаружить смену аммонитовых ассоциаций вблизи келловей-оксфордской границы. Среди аммонитов, типичных для Субсредиземноморской провинции, преобладающих в таксоценозе, были найдены бореальные таксоны, в том числе и индексы биогоризонтов европейской стандартной шкалы (*lamberti*, *paucicostatum*, *scarburgense*), что позволило точно установить подошву оксфорда в разрезе (Kiselev et al., 2013).

Ниже приведено описание верхнекелловейской и нижнеоксфордской части разрезов келловей, изученных в нескольких обнажениях вдоль дороги, проходящей западнее р. Белой от пос. Каменноостский и д. Даховская до плато Лагонаки. На большем протяжении вдоль дороги от пос. Каменноостский большая часть келловей покрыта осыпью. Обнажен только верхний келловей и нижний оксфорд (рис. 2.2.21) (снизу вверх):

#### **Верхний келловей, зона *Lamberti***

**Слой 1.** Алеврит глинистый, темный, серовато-бурый, плотный, ближе к кровле почти превращающийся в алевролит. Слой насыщен крупными железистыми оолитами, которые местами образуют большую часть объема породы. Вблизи кровли проходит два горизонта (0,01-0,02 м и 0,15 м ниже кровли) мелких фосфоритовых конкреций, часто образующихся по ядрам двустворок и аммонитов. В фосфоритах найдены следующие аммониты: в нижнем горизонте *Choffatia* cf. *pusillum* (Bean); в верхнем горизонте - *Kosmoceras* (*Kosmoceras*) aff. *zudacharicum* Kazanskii, *Gulielmiceras* (*Mojarowskia*) *mojarowskii* (Nik. et Rozhd.), *Lamberticeras* cf. *lamberti* (Sow.), *Quenstedtoceras flexicostatum* (Phill.), *Sowerbiceras* sp. Видимая мощность 0,5 м.

**Слой 2.** Известняк светлый, желтовато-серый, с многочисленными неправильной формы зернами лимонита, часто переполняющими породу. Порода неравномерно сцементированная, местами листоватая. В слое часто встречаются обломки, иногда крупные, стеблей пентакриноидных морских лилий, а также крупные раковины плеуротомариид. Аммониты: *Kosmoceras* (*Kosmoceras*) aff. *zudacharicum* Kazanskii (табл. 79, фиг. 2-5), *Lamberticeras pseudolamberti* (Sintzow), *Quenstedtoceras paucicostatum*

(Lange) (табл. 78, фиг. 7,8), *Choffatia* cf. *poculum* (Bean), *Orionoides* sp., *Alligaticeras* cf. *pseudograciosus* Arkell, *Peltoceras constanti* (Orb.), *Peltoceras hoplophorus* (Buckm.) (табл. 80, фиг. 1-4), *Parapeltoceras borissjaki* (Amanniasov), *Euaspidoceras* cf. *subbabeatum* (Sintzow), *Paraspidoceras interninodatum* Zeiss, *Putealicer* cf. *schumacheri* (Noetling), *?Putealicer* cf. *lugeoni* (Tsytovitch), *Brightia* aff. *sveva* (Bonar.), *Phylloceras* cf. *kunthi* Neum., *Lissoceras erato* (Orb.), *Calliphylloceras* cf. *disputabile* Zitt., *Sowerbyceras tortisulcatum* Orb., *Thysanolytoceras adeloides* Kudern. Мощность 0,2 м.

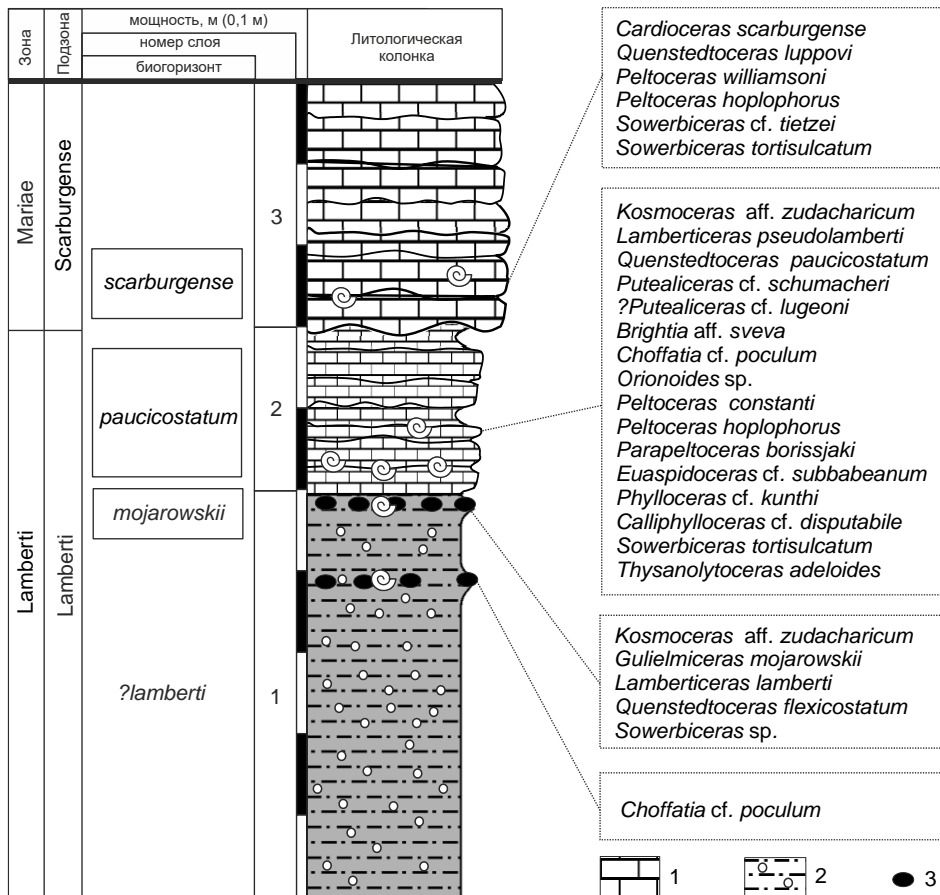


Рис. 2.2.21. Распределение аммонитов и биостратиграфическое расчленение в келловее и оксфорде разреза Даховская. Литологические обозначения: 1 – известняк; 2 – алевроит оолитовый; 3 – конкреции алевролита фосфатизированного (из [Kiselev et al., 2013]).

### Нижний оксфорд, зона Mariae

**Слой 3.** Известняк светлый, желтовато-серый или бледно-желтый, крепкий, часто переполненный остатками губок, одиночных кораллов, серпулид, теребратулид и морских ежей. Аммониты встречаются редко и представлены ядрами, среди них определены *Cardioceras scarburgense* (Young et Bird), *Quenstedtoceras lupповi* (Aman.) (табл. 78, фиг. 16, 17), *Peltoceras williamsoni* (Phillips), *P. hoplophorus* (Buckm.), *Sowerbyceras* cf. *tietzei* (Till), *Sowerbyceras tortisulcatum* (Orb.). Мощность 0,3-0,4 м.

Выше расположена многометровая пачка ритмически чередующихся губково-водорослевых известняков и алевроитов, в которых аммонитов не найдено.



Келловейские отложения долины р. Белой представляют самую южную часть келловейского поля Европейской России, образованного в едином бассейне седиментации. В связи с этим аммонитовые комплексы, выявленные в настоящем разрезе, включают набор видов, среди которых есть представители как тетических (оппелиид, перисфинктоидей, филло- и литоцератид), так бореальных и суббореальных семейств аммонитов – космоцератид и кардиоцератид. Среди последних найдены виды-индексы западно-европейских зон, подзон и биогоризонтов пограничных подразделений келловейя и оксфорда. По присутствию в слое 1 *Gulielmiceras mojarowskii* и слое 2 - *Quenstedtoceras paucicostatum* установлены два самых верхних биогоризонта зоны Lambertii – *mojarowskii* и *paucicostatum*. В слое 3 по *Cardioceras scarburgense* устанавливается самый нижний биостратон оксфордского яруса - биогоризонт *scarburgense*. Таким образом, несмотря на существенные литологические изменения вблизи кровли келловейя, в разрезе не наблюдается стратиграфического несогласия и в разрезе нет биостратграфически выраженного перерыва на границе келловейя-оксфорда.

Своеобразной стороной рассматриваемых разрезов составляет присутствие самых поздних космоцератид в биогоризонте *paucicostatum*. Это достаточно необычно, поскольку в этом биостратоне, за пределами рассматриваемой территории (во Франции, Англии и Европейской России), космоцератиды до сих пор не найдены.

### 2.2.3. Диагностика аммонитов среднего-верхнего келловея и нижнего оксфорда

В разрезах келловея и нижнего оксфорда Европейской России наблюдается большое разнообразие аммонитов, относящихся к семи семействам: *Kosmoceratidae* Haug, *Cardioceratidae* Siemiradzki, *Pseudoperisphinctidae* Schindewolf, *Perisphinctidae* Steinmann, *Aspidoceratidae* Zittel, *Oppeliidae* Bonarelli и *Pachyceratidae* Buckman. Основное значение для корреляции в пределах Арктической и Бореально-Атлантической областей имеют бореальные семейства – космоцератиды и кардиоцератиды, отличающиеся наибольшим суммарным разнообразием. Остальные семейства, в основном тетического происхождения, используются для корреляции с разрезами Субсредиземноморской провинции и других биохором Тетической надобласти.

Ниже рассмотрена диагностика аммонитов, в основном, среднего-верхнего келловея и нижнего оксфорда (по Kiselev, Rogov, 2018). Наиболее полная последовательность аммонитов для этого интервала зафиксирована в разрезах у г. Михайлов (Михайловцемент 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.

#### **Kosmoceratidae**

Космоцератиды – основная группа для подразделения келловея на уровне зон, подзон и биогоризонтов в пределах Бореально-Атлантической области. Для расчленения среднего-верхнего келловея используется, преимущественно, макроконховая филолиния *Kosmoceras* с изящным морфотипом, представленная последовательностью подродов *K. (Gulielmites)* – *K. (Zugokosmoceras)* – *K. (Lobokosmoceras)*. Стратиграфическая последовательность видов в этой филеме (*K. (G.) medea* – *K. (G.) jason* – *K. (G.) obductum* – *K. (Z.) posterior* – *K. (Z.) grossouvrei* – *K. (Z.) phaeinum* – *K. (L.) proniae* – *K. (L.) rowlstonense* – *K. (L.) kuklikum* – *K. (L.) geminatum*) была первоначально установлена в разрезах Англии и Франции (Buckman, 1918-1930; Brinkmann, 1929a,b; Callomon, 1955; Tintant, 1963; Tintant, Thierry, 1967; Elmi, 1967; Cariou, 1967, 1969). На ее основе для среднего и верхнего келловея разработана зональная и инфразональная шкала (Callomon, 1955; 1964; 1968). Позднее, пригодность этой шкалы в общих чертах была подтверждена для Европейской России (Меледина, 1987) и Мангышлака (Репин, Рашван, 1996) и

дополнена на инфразональном уровне (Киселев, 2001; Киселев, Меледина, 2004; Киселев, Рогов, 2005; Kiselev, Rogov, 2018).

Нижняя часть этой последовательности лучше развита в разрезах Макарьев, Черменино, Елатьма, Алпатьево. Верхняя ее часть в полном виде содержится только в разрезах у г. Михайлов (таб. 2.2.7):

**Табл. 2.2.7.** Положение космоцерасовых биогоризонтов в разрезах у г. Михайлов. М – мощность биогоризонта, в метрах (из [Kiselev, Rogov, 2018]).

биогоризонты	разрезы					
	Михайловцемент I		Михайловцемент II		Михайлов-Горенка	
	Слой (интервал)	М	Слой (интервал)	м	Слой (интервал)	м
<i>K. obductum</i> [b] <sup>1</sup>	слой 5	0,2	слой 3	0,5	-	
<i>K. crassum</i> [b]	слой 6	0,3	-		-	
<i>K. posterior</i> [b]	слой 7a (+0-0,75 м)	0,75	слой 4 (+0-0,3 м)	0,3	слой 9	0,23
<i>K. grossouvrei</i> [b]	слой 7b (+0,75-1,8 м)	1,05	слой 4 (+0-0,8 м)	0,8	слой 10 (+0,6-0,8 м)	0,2
<i>K. phaeinum</i> [b]	слой 7c (+1,8-4 м)	2,2	слой 4 (+?- 4 м)	?	слой 10 (+0,8-1,8 м)	1
<i>K. proniae</i> [b]	слой 7 (+4-8,3 м) - слой 8 (+0-2 м)	4,5	слой 4 (presumably +4- 7,5 м)	3,5	слой 10 (+3-4,7 м)	1,7
<i>K. rowlstonense</i> [b]	слой 8 (+2-3 м)	1	слой 5a	0,2	слой 10 (+4,7-5 м)	0,3
<i>K. kuklikum</i> [b]	слой 9	1,3	Presumably слой 5b/c	0,8	слой 11 (+0,4-1,3 м)	0,9
<i>K. geminatum</i> [a] <sup>2</sup>	слой 10,11	1	слой 5c,d	0,3	слой 11 (+1,3-2,4 м)	1,1

<sup>1</sup>b – биогоризонт основной последовательности

<sup>2</sup>a – биогоризонт альтернативной последовательности

Наиболее полная последовательность космоцерасовых биогоризонтов наблюдается в разрезе Михайловцемент I. В остальных разрезах нижняя часть содержит пропуски. Мощности биогоризонтов различаются как по причине фациальных изменений, так и из-за неодинаковой изученности разрезов. Инфразональная шкала келловея михайловских разрезов позволяет надежно и в полном объеме установить стандартные зоны и подзоны среднего и верхнего келловея бореальной шкалы.

Относительная мощность космоцерасовых подзон в разрезе Михайловцемент I во многом близка к мощности тех же самых зон в формации Oxford Clay стратотипического разреза Питерборо (Callomon, 1968, tab. 15): максимальная мощность характерна для подзоны Proniae, минимальная - для подзоны Obductum. В разрезе Михайловцемент I эта тенденция проявляется более отчетливо, но в целом корреляция мощностей одних и тех же подзон в обоих разрезах весьма высокая и составляет 0,93. Столь близкое соотношение мощностей в столь удаленных разрезах неслучайно и, вероятно, отражает реальные закономерности, либо связанные с продолжительностью существования видов или

отражающие единство процессов седиментации глинистых толщ в среднем-позднем келловее, которые привели к формированию формаций Oxford Clay (Англия), Ornatenton (Германия) и великодворской свиты (Рязанская обл.). Абсолютная мощность подзон в формации Oxford Clay в целом выше, чем в разрезе Михайловцемент I, что, вероятно, указывает на более высокие темпы накопления осадков во время формирования этой формации.

Несмотря на то, что вся последовательность космоцерасов данного типа хорошо изучена в различных регионах Бореально-Атлантической области (Англия, Германия, Франция, Польша, Европейская Россия, Мангышлак), верхняя ее часть, соответствующая видам *K. (L.) rowlstonense* - *K. (L.) kuklikum* - *K. (L.) geminatum*, была установлена недавно (Kiselev, Rogov, 2018).

Вид *K. (L.) rowlstonense* (Young et Bird) в разрезах Михайлова располагается в верхней части подзоны Proniae и ассоциирован с последними видами рода *Funiferites*. В Англии биозона *K. rowlstonense* включает «upper part of the Proniae Subzone or the lower part of the Spinosum Subzone» (Callomon, Wright, 1989, p. 832). В работе Калломона и Райта нет точного указания на диапазон распространения вида по отношению к подзонам Proniae и Spinosum, что может быть связано с особенностью отложений и частым присутствием конденсированных слоев в важнейших разрезах зоны Athleta Англии (в составе формаций Hackness Rock и Oxford Clay). В частности, стратотипы подзон Proniae и Spinosum в Calvert и Woodham, а также разрезы Hackness Rock, содержат перерывы в нижней (Calvert, разрезы Hackness Rock), средней (разрезы Hackness Rock), и верхней части зоны Athleta (Woodham) (Arkell, 1939; Callomon, 1968; Callomon, Wright, 1989; Cox, 1988). Судя по всему, существование многочисленных перерывов затрудняет достоверно установить последовательность смены видов космоцератид в подзонах Proniae и Spinosum. Тем не менее, отмечается (Callomon, Wright, 1989, p. 832), что в стратотипе подзоны Spinosum (Woodham, Lower Spinosum Clay, bed E [по Arkell, 1939]) *K. rowlstonense* не известен. В этих слоях указывается более молодой вид *K. (L.) kuklikum* (Buckman). Это свидетельствует о том, что биогоризонт *rowlstonense* должен располагаться в подзоне Proniae.

По данным из разрезов у г. Михайлов и д. Пески нами установлено, что характерная аммонитовая фауна подзоны Spinosum появляется непосредственно выше *K. rowlstonense*. Основанием для включения биогоризонта *rowlstonense* в подзону Proniae служит совместная встречаемость *K. rowlstonense* с рядом важнейших реперных видов подзоны Proniae, в частности *Funiferites patruus*, а также ряда оппелиид.

*K. (L.) kuklikum* (Buckman) в разрезах Михайлова (табл. 61, фиг. 4), как и в других разрезах Рязанской и Московской областей (табл. 62, фиг. 5), встречается в слоях, располагающихся между подзоной *Proniae* и зоной *Lamberti*. Этот интервал эквивалентен *Lower Spinosum Clay* Англии и содержит аналогичный комплекс аммонитов, поэтому отнесен нами к подзоне *Spinosum* (=Kuklikum). Диагностика этого вида и его систематическое положение понимается неоднозначно разными специалистами, поэтому нуждается в уточнении. Согласно одной точке зрения (Callomon, Wright, 1989, p. 832) этот вид наиболее близок *K. rowlstonense*, и, соответственно, должен принадлежать той же группе (*Lobokosmoceras* в данной статье). Согласно другому подходу (Page, 1991, p. 127) данный вид принадлежит к *Kosmoceras* с груборебристым морфотипом, т.е. к *Kosmoceras* s. str. В этой работе отмечается, что “The internal whorls of *K. kuklikum* are strongly reminiscent to *K. spinosum* in the narrow sense” (ibid.). Данная точка зрения представляется ошибочной. На голотипе вида (Buckman, 1926, f. DCXXVIa) хорошо видно, что на всех стадиях морфогенеза раковина покрыта плотной и изящной ребристостью, что очень близко *K. rowlstonense* (табл. 62, фиг. 6), и совсем не свойственно *K. spinosum* (табл. 62, фиг. 1). Таким образом, этот вид следует рассматривать как близкий и преемственный *K. (L.) rowlstonense*. Их последовательная смена в разрезах позволяет выделять биогоризонты *rowlstonense* и *kuklikum*, которые должны относиться к основной инфразональной последовательности верхнего келловея (см. гл. 2.7).

Другая группа макроконховых космоцерасов, характеризующаяся груборебристым морфотипом – *Kosmoceras* s. str., включает виды филемы *K. (K.) nodosum* - *K. (K.) baylei* - *K. (K.) tschernichevi* - *K. (K.) pollucinum* - *K. (K.) bigoti* - *K. (K.) fibuliferum* - *K. (K.) gemmatum* - *K. (K.) rotundum* - *K. (K.) spinosum*. Их распространение в разрезах Европейской России в привязке к стандартной космоцерасовой последовательности аналогично западно-европейской (табл. 2.2.8).

Верхняя часть этой последовательности имеет особое значение. Распространение *K. (K.) pollucinum* в разрезе Михайловцемент I почти не отличается от других разрезов, где смена космоцератид изучена наиболее детально. В английском стратотипическом разрезе Питерборо биозона данного вида включает интервал +200-800 см от подошвы формации *Oxford Clay* (Brinkmann, 1929b, tab. 8, 126), что отвечает подзонам *Obductum* (136-560 см) и *Grossouvrei* (+561-1093 см) (по Callomon, 1964, 1968). Единственное изображение экземпляра этого вида из разреза Питерборо (Tintant, 1963, pl. XLIII, f. 1) происходит из уровня 540 см, что соответствует верхам подзоны *Obductum* и, вероятно, биогоризонту *crassum*. Аналогичное распространение отмечается Бринкманном и для Попелян

(Brinkmann, 1929b, tab. 126). Для Германии фиксируется распространение этого вида совместно с *K. obductum* (ibid., tab. 127).

Совсем иначе выглядит распространение вида *K. (K.) gemmatum*. В разрезе Питерборо биозона вида находится в интервале +2500-2800 см (ibid., tab. 8), что отвечает верхней части подзоны Proniae (Callomon, 1968). То же самое характерно для разреза Scarborough Castle (Yorkshire), Hackness Rock Member, откуда происходит неотип вида (Arkell, 1939, p. 189, f. 4). Hackness Rock Member в этом разрезе находится в интервале зон Phaeinum (кровля) – Proniae – Spinosum (нижняя часть) (Callomon, Sykes, 1980; Callomon, Right, 1989), т.е. исключительно в верхнем келловее. В разрезах у г. Михайлов интервал расположен несколько ниже и включает всю нижнюю часть подзоны Proniae, подзону Phaeinum (табл. 63, ф. 1) и верхи подзоны Grossouvrei (табл. 60, ф. 7; табл. 61, ф. 5), т.е. верхний и средний келловей.

Табл. 2.2.8. Распространение *Kosmoceras* s. str. в среднем-верхнем келловее Европейской России.

Зоны, подзоны, биогоризонты			<i>K. (K.) nodosum</i>	<i>K. (K.) baylei</i>	<i>K. (K.) tschernichevi</i>	<i>K. (K.) pollucinum</i>	<i>K. (K.) bigoti</i>	<i>K. (K.) fibuliferum</i>	<i>K. (K.) gemmatum</i>	<i>K. (K.) rotundum</i>	<i>K. (K.) spinosum</i>
Jason	Medea	<i>K. medea medea</i>	+								
		<i>K. medea magnum</i>		+							
	Jason	<i>K. jason sedgwicki</i>			+						
		<i>K. jason jason</i>			+						
Coro- natum	Obductum	<i>K. obductum</i>			+		+				
		<i>K. crassum</i>				+					
	Grossouvrei	<i>K. posterior</i>				+	+	+			
		<i>K. grossouvrei</i>				+		+	+		
Athleta	Phaeinum	<i>K. phaeinum</i>						+	+		
	Proniae	<i>K. proniae</i>							+		
	Kuklikum	<i>K. kuklikum</i>								+	
Lam- berti	Henrici	<i>L. henrici</i>									+
	Lamberti	<i>L. praelamberti</i>									+
		<i>L. lamberti</i>									

Более поздние *Kosmoceras* s. str., завершающие филогенетическую последовательность этой группы, относятся к близким видам *K. (K.) rotundum* (Quenstedt) (табл. 62, фиг. 2-4) и *K. (K.) spinosum* (Sow.) (табл. 62, фиг. 1). Первый вид распространен в подзоне Spinosum, а второй сменяет его в зоне Lamberti, что прослежено не только в разрезах Михайлова, но и в других разрезах Европейской России. В английских разрезах, как в подзоне Spinosum, так и в зоне Lamberti, отмечается, в основном, лишь *K. spinosum* (Arkell, 1939; Callomon, 1968; Callomon, Sykes, 1980). В этой

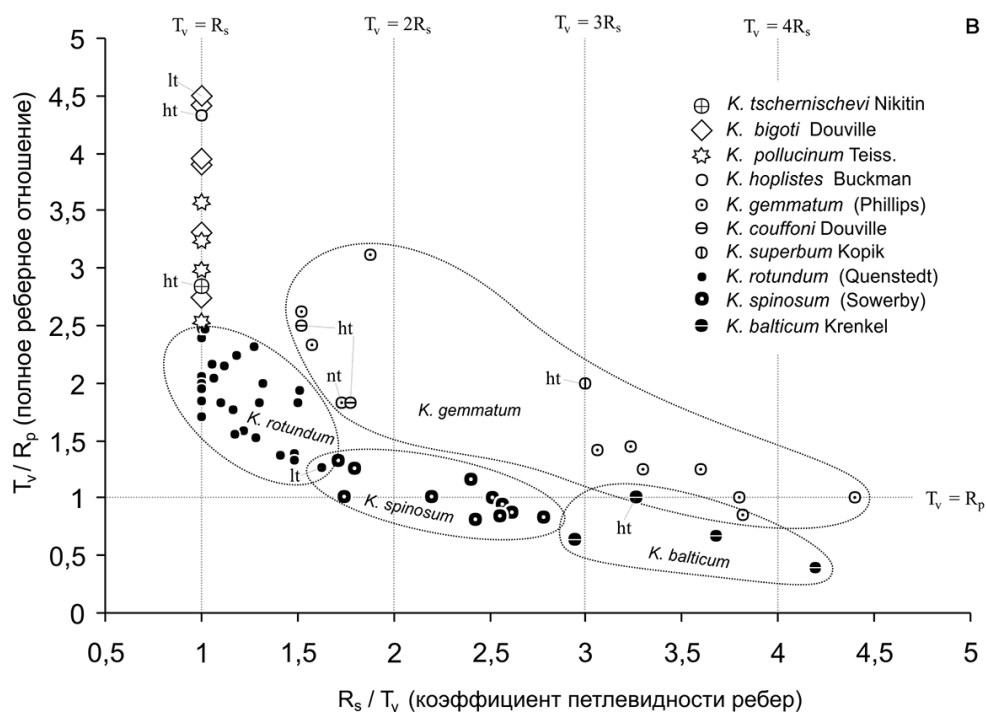
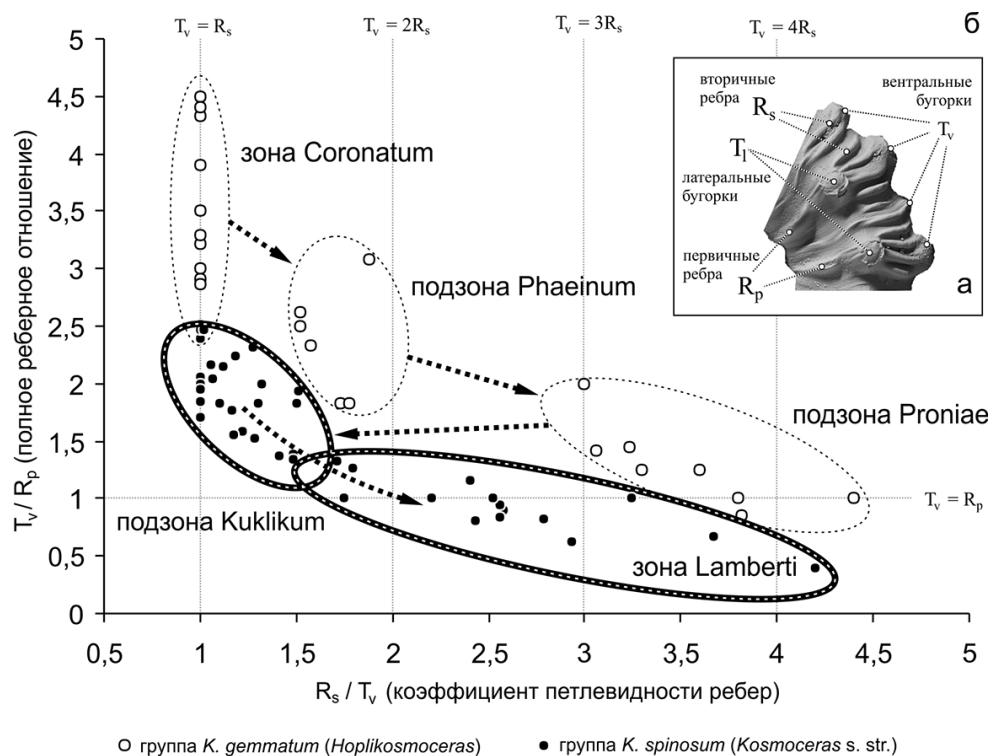
связи отнесение космоцерасов из Lower Spinosum Clay английских разрезов к виду *K. spinosum* вызывает сомнения. При изучении *Kosmoceras* (*Kosmoceras*), детально отобранных в разрезах верхнего келловея Европейской России, нами обнаружено отчетливое морфологическое отличие на средних и взрослых оборотах экземпляров из зоны Athleta от образцов из зоны Lamberti. Ранние формы космоцерасов этой группы характеризуются, в целом, более низким коэффициентом ветвления и меньшим количеством петлевидных ребер. Представители из зоны Lamberti отличаются по признакам эволюционного тренда в данной группе, в первую очередь, низкой плотностью первичных ребер, относительно высоким числом привентральных бугорков и более высоким коэффициентом петлевидности ребер (рис. 2.2.22b). Как ранее было показано Р. Бринкманном (Brinkmann, 1929b), усиление выраженности петлевидности ребер является характерным трендом развития космоцератид в верхнем келловее. Бринкман исследовал лишь начальный филогенетический этап формирования петлевидного морфотипа, на границе среднего и верхнего келловея, включая интервал зоны Raecium в разрезе Питерборо.

Пояснение: петлевидные ребра являются разновидностью вторичной скульптуры и образуются путем конвергенции, или схождения, двух ребер на вентральном бугорке. Обычные вторичные ребра при прохождении через вентральную сторону образуют два ряда вентральных бугорков, число пар которых соответствует количеству вторичных ребер. Появление петлевидных ребер уменьшает количество вентральных бугорков минимум вдвое. Поэтому относительное количество вентральных бугорков, выражаемое отношением  $R_v/T_v$ , может служить эффективным показателем конвергенции вторичной скульптуры  $V_c$  (параметр Bündelungsziffer по Р. Бринкманну [Brinkmann, 1929b] или Bundling coefficient по М. Раупу и Е. Крику [Raup, Crick, 1981; 1982]). Индекс показывает, сколько вторичных ребер в среднем конвергирует в вентральный бугорок. При  $V_c=2$  петлевидные ребра являются двойными, при  $V_c=3$  – тройными. Значение  $V_c<2$  означает, что на полуобороте конвергируют не все вторичные ребра.

Следствием конвергенции вторичных ребер является снижение эффекта дивергенции первичных ребер, т. е. ветвления. Это явление может быть выражено через коэффициент финального ветвления  $R_f$ , вычисляемый отношением  $T_v/R_p$ . Он аналогичен обычному коэффициенту ветвления ( $R=C_s/C_i$ ), но учитывает редукцию последнего за счет конвергенции ребер. Значение  $R_f$ , с одной стороны, отражает коэффициент ветвления  $R$ , и с другой - какое участие в конвергенции принимает первичная скульптура. В частности, при  $R_f<1$  петлевидные ребра образованы не только вторичными, но и первичными ребрами.

Изменение коэффициента петлевидности «Bündelungsziffer» в этом интервале, в основном, колебалось от 1 до 2. По нашим данным у *Kosmoceras* s. str. в подзоне Proniae это число достигает значений 3-4,5. В подзоне Kuklikum у космоцерасов той же группы происходит резкое снижение коэффициента петлевидности в интервале от 1 до 1,7 (*K. rotundum*), но уже в зоне Lamberti это значение опять повышается до 4,5 (*K. spinosum* и *K. balticum*) (рис. 2.2.22c). Таким образом, *Kosmoceras* s. str. из подзоны Kuklikum и зоны Lamberti, несомненно, дискретны и должны относиться к различным видам.

В данной работе к виду *K. spinosum* отнесены только поздние формы *Kosmoceras* (*Kosmoceras*), найденные в зоне Lamberti. Ранний вид из верхней части зоны Athleta мы



**Рис. 2.2.22.** Распределение *Kosmoceras* s. str. по параметрам скульптуры. Вычисления проводились по измерениям, сделанным на средних и взрослых оборотах, предшествующих конечной жилой камере. **а** – признаки, на основе которых изучены параметры скульптуры; **б** – корреляция между полным коэффициентом ветвления ( $T_v/R_p$ ), индексом петлевидности ребер ( $R_s/T_v$ ) и стратиграфическим возрастом у *Kosmoceras* s. str.; **в** – распределение видов *Kosmoceras* s. str. на той же корреляционной диаграмме, что и на фиг. б. (ht – голотип, nt – неотип, lt – лектотип) (из [Kiselev, Rogov, 2018]).



определяем как *K. rotundum* (Quenst.) (лектотип: Buckman, 1924, pl. DIV). Номенклатурный тип *K. spinosum* (Sowerby 1826, p. 78, pl. DXL, fig. 2) - “Casts in Pyrites are met with near Weymouth” (ibid.) происходит из зоны Lamberti (топотип: Arkell, 1939, pl. XI, f. 1). От этого вида практически не отличается *K. (K.) tidmoorensis* Arkell (голотип: Arkell, 1939, p. 189, f. 3), происходящий из той же зоны, поэтому, вероятно, его следует рассматривать как младший синоним *K. spinosum*.

Похожий вывод о различии *Kosmoceras* s. str. в зонах Athleta и Lamberti сделал К. Пэйдж (Page, 1991, p. 127). В своей работе он полагает, что *Kosmoceras* s. str. из подзоны Spinosum должны относиться к другому виду, нежели *K. spinosum*, и определяет его как *Kosmoceras kuklikum* (Buckman). Нами такое определение считается ошибочным (см. выше), тем не менее дискретность космоцерасовых фаун в подзоне Spinosum и зоне Lamberti уже не вызывает сомнений.

Формы, определяемые нами как *K. rotundum*, весьма близки (и, возможно, идентичны) виду *K. zeissi* Dietl (голотип: Dietl, 1993, pl. 1, fig. 1), описанному из терминальной части подзоны “Spinosum” формации Ornatenton Германии (биогоризонт *punctulatum*).

Таким образом, отсутствие достоверных находок *K. spinosum* в верхней части зоны Athleta («подзона Spinosum») даёт основание предложить для данного стратиграфического интервала другой вид-индекс (см. раздел «Стратиграфические подразделения и корреляция»).

### Cardioceratidae

Кардиоцератиды имеют большое значение для корреляции келловее и оксфорда в Бореальной надобласти. В разрезах Европейской России они отличаются наибольшим разнообразием по сравнению с другими семействами и представлены тремя подсемействами с примерно одинаковым объемом на видовом и родовом уровне (таб. 2.2.9). Наибольшим разнообразием отличаются таксоценозы из центральной части Русской плиты, для территории, соответствующей Рязанско-Саратовскому прогибу.

**Таблица 2.2.9.** Разнообразие аммонитов семейства Cardioceratidae в среднем-верхнем келловее и нижнем оксфорде в разрезах Европейской России.

Семейства	количество видов, подвидов и вариаций, в т.ч. и в открытой номенклатуре					количество родов
	Михайлов	Елатьма, Никитино	Саратов	басс. р. Унжи	Вотча	
Cadoceratinae Hyatt	15	5	1	9	13	4
Quenstedtoceratinae Meledina	11	2	18	1		4
Cardioceratinae Siemiradzki	15	7	6	2	1	4
Всего	41	14	25	12	14	12

В первую очередь это относится к разрезам у г. Михайлов. **Кадоцератины** в этих разрезах распространены в нижней части среднего келловея – подзоне *Medea* (*Cadoceras* (*Rondiceras*), *Pseudocadoceras*) и в среднем-верхнем келловее – зонах *Coronatum* и *Athleta* (*C. (Eichwaldiceras)*, *Funiferites*, *Longaeviceras*). Среди них наибольшее значение для стратиграфии среднего-верхнего келловея имеет род *Funiferites* (Киселев, 1999; Киселев и др., 2003). В Михайловских разрезах, в особенности в разрезе Михайловцемент I, наиболее детально, по сравнению с другими разрезами России и Западной Европы, прослежено распространение видов рода *Funiferites*, образующих одну филогенетическую линию: *F. allae allae* (слой 7a-c, табл. 64, фиг. 1-3, табл. 6, фиг. 1,2) – *F. allae compressus* (слой 7d; табл. 64, f. 4-6) – *F. patruus* (слои 7d-8; табл. 64, фиг. 7-10) – *F. funiferus* (слои 8-9; табл. 65, фиг. 3,4). Их распространение, в основном, ограничено зоной *Athleta*. Это дает основание для выделения биогоризонтов *allae allae*, *allae compressus*, *patruus*, *funiferus*. Детальность «фуниферитовой» шкалы биогоризонтов не уступает «космоцерасовой» шкале для зоны *Athleta*, что делает ее применимой для корреляции, как минимум, в пределах Европейской России (более подробно см. в гл. 2.7).

Первые два вида филемы *F. allae* и *F. patruus* являются эндемичными видами для центральных областей Европейской России, в то время как наиболее поздний вид *F. funiferus* (Phillips) известен в Западной Европе, включая Англию (лектотип: Callomon, Wright, 1989, табл. 92, фиг. 4), Северную Францию (= *Ammonites galdrinus* Orb., неотип: Fischer, 1994, pl. 65, f. 2). Голотип вида происходит из формации Hackness Rock, подзоны *Proniae* (Callomon, Wright, 1989, p. 815). Образец *F. funiferus* из Scarborough изображен совместно с *Kosmoceras* cf. *rowlstonense* (ibid., pl. 93, f. 2). В михайловских разрезах большинство находок *F. funiferus* приурочено к биогоризонту *rowlstonense*, и только часть их происходит из подошвы подзоны *Kuklikum*, биогоризонт *kuklikum*. Выделяемый здесь биогоризонт *funiferus* (его описание см. ниже) эквивалентен обоим космоцерасовым биогоризонтам, в полном объеме биогоризонту *rowlstonense* и нижней части биогоризонта *kuklikum*.

Род *Longaeviceras* Buckman найден лишь в разрезе Михайловцемент I. Он представлен только базальным и терминальным видами филемы *Longaeviceras*. Первый, *Longaeviceras praestenolobum* Kiselev et Meledina (голотип: Киселев, Меледина, 2004, pl. 2, f. 1-4), находящийся в основании филемы (по Киселев, 2005b), известен из слоя 5 в основании подзоны *Obductum* – биогоризонте *obductum*. Кроме данного разреза этот вид встречен лишь в Оренбургской области и бассейне р. Сысолы, т.е. ограничен Европейской Россией. Более высокие звенья филемы (*L. stenolobum* (Keys.) emend (Nik.) - *L. alpha* Kiselev - *L. lahuseni* Bodyl.), характерные для среднего-верхнего келловея Европейской

России в интервале биогоризонтов *crassum* - *proniae*, в данном разрезе редки или отсутствуют. Некоторые виды из этой группы встречаются сравнительно близко от Михайловского района: *L. stenolobum* в Рязанской области (Елатьма) в подзоне *Obductum* и *L. alpha* в Костромской области (Бурдово) в подзоне *Grossouvrei* (Киселев, 2001).

Терминальный комплекс лонгаевицерасов включает виды *L. placenta* (Leck.) и *L. longaevum* (Leck.) Англии и *L. nikitini* (Sok.) (= *L. keyserlingi* (Sok.)) Севера Европейской России и Арктики. В разрезе Михайловцемент I из этого списка встречается только один вид *L. placenta* (табл. 66, фиг. 1,2; табл. 68, фиг. 6) в слое 9 (подзона *Kuklikum*). Голотип вида (Leckenby, 1859, pl. II, f. 1; переизображен в Buckman, 1920, pl. CXLVIII) происходит из Castle Rock, Scarborough, Yorkshire. Привязка образцов к слою неизвестна, но предположительно, голотип происходит из верхней половины нижней части *Hackness Rock*. Автор вида указал на происхождение образца из формации *Kelloway Rock*, которая в настоящее время относится к нижнему келловее (*Callomon, Wright, 1989*). С. Бакмен (*Buckman, 1923*), изучив матрикс типового материала Лекенби, пришел к выводу, что голотип *L. placenta* соответствует породе «Grey or yellowish grey, with many coarse grains which fall out readily» («*Ornatum Zone*»), а *L. longaevum* из «Brown, calcareous, oolitic; mixed with iron sand. Matrix and fossils much iron-stained» («*Athleta Zone*»). Таким образом, оба вида, по Бакмену, происходят из разных слоев и разных зон. Калломон и Сайкс отмечают (*Callomon, Sykes, 1980*) присутствие в английских разрезах на территории *East Midlands* *L. placenta* в подзоне *Proniae* совместно с *Kosmoceras rowlstonense*. Позднее, Дж. Калломон указывал на присутствие *L. nikitini* в *Middle Athleta Zone* (= *Proniae Subzone*) разреза *Peterborough* (*Callomon, 1985, Text-fig. 8, f. P*). Таким образом, положение лонгаевицерасов в английских разрезах в отношении верхнекелловейских подзон зоны *Athleta* весьма неопределенно.

Наши наблюдения в разрезе Михайловцемент I совершенно ясно показывают присутствие *L. placenta* в подзоне *Kuklikum*, а не *Proniae*. В бассейне р. Печоры (р. Адзьва) *L. placenta* встречается в одном слое с *L. nikitini* и *Kosmoceras kuklikum* (неопубликованные данные), что подтверждает возраст этого вида в михайловском разрезе, а также позволяет коррелировать подзону *Kuklikum* с арктической зоной *Nikitini* (= *Keyserlingi*).

**Подсемейство *Quenstedtoceratinae* Meledina** в разрезах Европейской России представлено, в основном, родами *Quenstedtoceras* Hyatt, *Lamberticeras* Buckman и *Eboraciceras* Buckman. Они характеризуют зону *Lamberti* на всем пространстве Бореально-Атлантической области. Современное зональное и инфразональное деление зоны *Lamberti* (рис. 2.7.2) по видам из этого подсемейства разработано в Западной Европе (*Callomon,*

1964; Page, 2004; Fortwengler & Marchand 1994, 1997; Fortwengler et al., 2012; Thierry et al. 1997) и Европейской России (Gulyaev et al., 2002; Митта, 2003; Киселев, Рогов, 2005; Kiselev et al., 2013; Kiselev, Rogov, 2018).

Наиболее полная последовательность ламбертицерасовых биогоризонтов наблюдается в разрезах окрестности Саратова (Дубки). В верхнем келловее Михайлова зона Lambertі имеет сокращенное строение: в разрезе Михайловцемент I - 1,15 м (слои 10-12); Михайловцемент II - 1 м (слой 5, верхняя часть); Михайлов-Горенка – 1,3 м (слой 11 [верхняя часть]-12), что позволяет предполагать наличие в зоне внутренних перерывов. В зоне Lambertі по видам *Lamberticeras* устанавливаются биогоризонты *henrici* и *praelamberti*, а по *Quenstedtoceras* биогоризонт *paucicostatum* и, соответственно, подзоны *Henrici* и *Lamberti*. Аммониты из биогоризонта *paucicostatum* во всех разрезах представлены микроконхами, к которым относится вид-индекс *Quenstedtoceras paucicostatum* (Lange) (табл. 67, фиг. 5), и только в разрезе Михайловцемент II в том же биогоризонте выявлен конкреционный горизонт с *Lamberticeras pseudolamberti* (Sintzow) (= *Q. irinae* Sazonov, 1957) (табл. 67, фиг. 2,3). В настоящее время этот вид достоверно известен только на Русской плите (Алпатьево, Тархановская Пристань, Дубки, Михайлов) и Северном Кавказе (Митта, 2003; Kiselev et al., 2013).

Биогоризонт *lamberti* лучше всего представлен в разрезе Дубки, при этом в нем прослеживается развитие вида-индекса от ранних форм, еще близких к *Q. praelamberti* (табл. 78, фиг. 3, 4), до поздней хроновариации, переходной к *Q. pseudolamberti* (табл. 80, фиг. 20, 21). Также в кровле этого биогоризонта наблюдается перекрытие с космоцерасовым биогоризонтом *mojarowskii*. В разрезах у г. Михайлов биогоризонт *lamberti* не выявлен, что свидетельствует о некоторой конденсированности отложений в зоне Lambertі. Выше биогоризонта *paucicostatum* во всех разрезах фиксируется биогоризонт *scarburgense*, что определяет наличие непрерывной границы келловее и оксфорда в разрезах данного района.

**Подсемейство *Cardioceratinae*** в Панбореальной надобласти появляется в нижнем оксфорде и характеризует его подошву. В центральной части Русской плиты нижний оксфорд наиболее полно развит в разрезах Михайлов, Пески и Дубки. В разрезах Михайлова нижнему оксфорду соответствуют слои 12, 13 (Михайловцемент I); слои 6-11 (Михайловцемент II) и слой 13 (Михайлов-Горенка). Оксфордская часть всех разрезов наиболее бедно охарактеризована аммонитами, поэтому границы между зонами и подзонами часто носят условный характер. Среди аммонитов доминируют роды *Cardioceras* Neumayr et Uhlig (с подродами *Scarburgiceras* Buckman и *Scoticardioceras* Buckman), *Goliathiceras* Buckman, *Protocardioceras* Schirardin и *Vertebriceras* Buckman.

Нижняя половина оксфордской части разреза Михайловцемент I (слой 12) содержит комплекс *C. (Scarburgiceras)* и *Protocardioceras*, что позволяет здесь установить зону *Quenstedtoceras mariae* с подзонами *Scarburgense* и *Praecordatum*. В них установлены биогоризонты *scarburgense*, *alphacordatum* и *praecordatum*.

Наиболее проблематичная часть этой последовательности – биогоризонт *praecordatum*. Он устанавливается только в разрезе Михайловцемент I в средней части слоя 12, где аммониты сохраняются исключительно в виде раздавленных ядер. Среди них преобладают *Protocardioceras praecordatum* (Douville) (табл. 70, фиг. 2,3). Диагностика этого вида весьма спорная по ряду номенклатурных причин, поэтому требует специального обсуждения. Неотип вида (Douville, 1913, pl. 7, f. 7; Arkell, 1946, text-fig. 104, f. 7) является несомненным микроконхом и не содержит признаков, которые часто ему приписывают как диагностические: макроконховый тип раковины с инволютными оборотами, достигающей стадии гладкой жилой камеры (Maire, 1937; Arkell, 1946; Князев, 1975) и повторное ветвление ребер в прикилевой области (Князев, 1975). Другие специалисты придерживаются практики относить к этому виду как микроконхи, так и макроконхи (Marchand, 1986; Page, 1994). При таком подходе диагноз вида совершенно размывается, а из всех признаков типового экземпляра используется только один – стратиграфическое положение. Нами вид *Pr. praecordatum* понимается в узком смысле, т.е. в соответствии с признаками неотипа. Образцы из слоя 12 (Михайловцемент I) практически не отличаются от неотипа этого вида, за исключением лучшей сохранности апертуры, которая имеет явный микроконховый характер.

К микроконхам относится также и *Pr. praemartini* (Spath) – вид-индекс биогоризонта *praemartini*, выделенного в основании подзоны *Praecordatum* во Франции (Fortwengler, Marchand 1991; 1994) и позднее установленного в Европейской России (Kiselev et al., 2013). Аммониты, близкие *Pr. praemartini*, найдены в разрезах Михайловцемент I (слой 12б) и Михайлов-Горенка (слой 13) (табл. 68, фиг. 14-16). Аммониты в этом интервале встречаются крайне редко, что пока не позволяет надежно установить биогоризонт *praemartini* в данном разрезе. Однако его присутствие здесь весьма вероятно. Более надежно этот биогоризонт устанавливается в разрезе Ханская Гора (рис. 2.2.18).

Комплекс аммонитов самых верхних слоев в разрезах у г. Михайлов (Михайловцемент I, слой 13, Михайловцемент II, слои 8-11; Михайлов-Горенка, слой 13, кровля) содержит комплекс кардиоцератин, который никогда не описывался в других разрезах нижнего оксфорда Европейской России. Большинство из них представлены видами и вариациями (внутривидовые морфы, выделенные Аркеллом) *Cardioceras* и

*Vertebriceras*, хорошо известными в английских разрезах: *Cardioceras* (*Cardioceras*) *costicardia* var. *vulgare* Arkell (табл. 69, фиг. 11, 12); *Vertebriceras quadrarium* var. *quadrarium* (Buckman) (табл. 69, фиг. 8, 10); *V. quadrarium* var. *biplicatum* Arkell (табл. 69, фиг. 4); *V. gracile* Arkell (табл. 69, фиг. 5, 7, 9); *V. quadrarium* var. *anglogallicum* Arkell (табл. 69, фиг. 13). В Англии они встречаются, в основном, в формациях Red Nodule Beds, Ball Beds и Lower Calcareous Grit (Arkell, 1946), которые относятся, частично или полностью, к подзоне Costicardia (Arkell, 1941; 1944; Wright, 1980). Из той же подзоны описана аналогичная фауна из Staffin Bay, Isle of Skye (Wright, 2013). Аналогичный комплекс *Vertebriceras* описан из Франции, в подзоне Bukowskii разреза Villers-sur-mer, Calvados (Marchand, 1986, pl. 13, f. 1-7). По присутствию *C. costicardia* и близкого вида *C. percaelatum* Pawlov (табл. 68, фиг. 17) (согласно мнению В.Г. Князева (1975) – синонимичного) рассматриваемые слои отнесены нами к подзоне Costicardia. Существование в этих же разрезах подзоны Bukowskii Arkell 1941, предшествующей подзоне Costicardia в стандартной шкале, остается под вопросом.

### **Peltoceratinae**

Наибольшее разнообразие пельтоцератин наблюдается в разрезах надобласти Тетис-Панталасса, вследствие чего это подсемейство имеет особое значение для разработки и корреляции стратиграфических шкал верхнего келловя и оксфорда различных тетических провинций, в частности, Субсредиземноморской и Средиземноморской провинций (Bonnot et al., 2002). В разрезах Михайлова встречаются лишь отдельные фрагменты филогенетической последовательности пельтоцератин, известные в Юго-Западной Европе и хорошо изученные во Франции (Bonnot, 1995; Bonnot et al., 2002). Они позволяют уточнить корреляцию между бореальными и тетическими шкалами и картину инвазий аммонитовых фаун различного происхождения.

*Pseudopeltoceras chauvinianum* (Orbigny) - разрез Михайловцемент I, слой 7с (табл. 71, фиг. 4), зона Athleta, подзона Phaenum. В Европейской России все известные находки *Pseudopeltoceras* приурочены к подзоне Phaenum, например в Алпатьево (Московская обл.) и Бурдово (Костромская обл.) (Киселев, 2001a). Во Франции, откуда происходит типовый экземпляр вида (лектотип: Fischer, 1994, pl. 65, f. 1), его массовая встречаемость характерна для верхней части зоны Rota Субсредиземноморской шкалы – биогоризонта «Pseudopeltoceras» Bourquin et Contini, 1968 (Thierry et al., 1997). В этой связи в разрезе Михайловцемент I можно установить псеудопельтоцерасовый биогоризонт, который предлагается назвать *chauvinianum*.

*Peltoceras athleta* (Phillips) – разрез Михайловцемент I, слой 7d, 8, 9 (подошва), интервал в объеме подзона Proniae (верхняя часть) и Kuklikum (нижняя часть). В слоях 7-8 образцы этого вида встречаются редко и представлены деформированными глинистыми ядрами, в слое 9 – мергелистыми ядрами внутренних оборотов. В Московской области (Пески, Гжель, Алпатьево) данный вид известен из конкреций биогоризонтов *rowlstonense* и *kuklikum* (табл. 72, фиг. 4). В субсредиземноморской Европе вид распространен в средней части зоны Athleta - подзоне Trezeense, в биогоризонтах *leckenbyi* и *athleta* (=trezeense). Причем, в верхнем биогоризонте *athleta* вид достигает своего расцвета и встречается наиболее часто (Bonnot, 1993; Bonnot et al., 2002). Подзона Trezeense в полном объеме соответствует суббореальной подзоне Proniae (Thierry et al., 1997). В разрезе Михайловцемент I распространение *P. athleta* охватывает только верхнюю половину подзоны, примерно соответствующую биогоризонтам *patruus* и *funiferus*. Вероятно, этот интервал отвечает только биогоризонту *athleta* субсредиземноморской стандартной шкалы и не является эквивалентным биогоризонту *leckenbyi*, который должен соответствовать только нижней части подзоны Proniae (биогоризонту *allae compressus*). Французские специалисты различают две морфы *P. athleta* – морфу *athleta* и морфу *baylei* (Bonnot, 1993). В разрезах Франции они занимают разное стратиграфическое положение: морфа *athleta* встречается в нижней части биогоризонта *athleta*, а морфа *baylei* – в средней части и в кровле, непосредственно ниже подзоны Collotiformis и появления *Kosmoceras* ex g. *geminatum* (вероятно, *K. kuklikum*) (Bonnot et al., 1992). Вероятно, в русских разрезах первая морфа может встречаться в биогоризонте *proniae*, а вторая в биогоризонте *rowlstonense*, однако на имеющемся материале это подтвердить пока невозможно. В Англии, согласно К. Пэйджу, *P. athleta* (неотип: Spath, 1931, pl. CVI, f. 3, pl. CVI, f. 5, Hackness Rock Member, Scarborough) занимает более широкий интервал, включающий верхнюю часть подзоны Phaeinum и подзону Proniae (акме-уровень) (Page, 1991). При этом *P. athleta* s.str. (морфа *athleta*), как и во Франции, занимает нижний стратиграфический уровень – подзону Phaeinum, в то время, как в подзоне Proniae указывается более молодая морфа *P. trifidum* (Quenst.) (=морфа *baylei*). Распространение этого вида в разрезах Михайлова больше соответствует французскому варианту.

*Peltoceras retrospinatum* Gerard et Contaut sensu Bonnot – разрез Михайловцемент I, слой 9 (верхняя часть); Михайловцемент II, слой 5 (b/c-интервал), подзона Kuklikum, биогоризонт *kuklikum* (табл. 72, фиг. 1) и зона Lamberti, в подошве биогоризонта *henrici* (табл. 71, фиг. 1; табл. 72, фиг. 2). В Европейской России определен впервые (Kiselev, Rogov, 2018) и известен только в разрезах Михайлова. Во Франции этот вид распространен в кровле зоны Athleta – подзоне Collotiformis и биогоризонте *collotiformis*

(Bonnot, 1995; Bonnot et al., 2002). Голотип вида (Gerard, Contaut, 1932, pl. XIX; Montreuil-Bellay [la Folie, Palluau], зона Athleta, подзона В) представлен взрослой раковиной, у которой почти не сохранились внутренние обороты. У экземпляров в разрезах Михайлова, наоборот, сохраняются внутренние обороты, поэтому наши определения производятся, в основном, в трактовке Бонно, в чьих работах данный вид изображен на всех стадиях морфогенеза. В разрезах Михайлова *P. retrospinatum* распространен, преимущественно, в верхней части биогоризонта *kuklikum* и очень редко встречается в основании биогоризонта *henrici*. В разрезах Франции он занимает интервал, эквивалентный биогоризонту *kuklikum*, поскольку ассоциируется с *Longaeviceras* и *Kosmoceras* (*Kosmoceras*) gr. *spinosum* (разрез Louesme, bed 90, 92 – Courville, Bonnot, 1998). Этот вид предложен как индекс биогоризонта пельтоцерасовой шкалы (Bonnot et al., 2002), нами он устанавливается в разрезах Михайловцемент I, II.

*P. retrospinatum* весьма близки или синонимичны виды “*Metapeltoceras*”, описанные А. Жанне в разрезе Herznah (Швейцария): *Peltoceras brunnschweileri* (Jeannet) (голотип: Jeannet, 1951, pl. 91, f. 1) и *P. helveticum* (Jeannet) (голотип: Jeannet, 1951, pl. 90, f. 2). Оба вида происходят из верхней части зоны Athleta - слоя С3, который перекрывает слой С2 с *P. athleta* и непосредственно подстилает “Lamberti-Schichten”. Они ассоциируются с *K. rotundum* (Quenst.) (= *K. duncani* (Sow.) и *K. spinosum* (Sow.) по Jeannet, 1951, pl. 26, f. 1, 3, 6), поэтому слой С3, по всей вероятности, следует сопоставлять с подзоной Kuklikum.

*Peltoceras subtense* (Leckenby). В разрезе Дубки (Саратовская обл.) данный вид распространен в биогоризонтах *henrici*, *praelamberti* и *lamberti* (Kiselev et al., 2013). Во Франции он характерен только для нижней части зоны Lambertii – подзоны Pocolum, внутри которой выделяется биогоризонт *subtense* (Bonnot et al., 2002). У г. Михайлов этот вид (в открытой номенклатуре) определен в разрезах Михайловцемент I, (слой 10), Михайловцемент II (слой 5с), зона Lambertii, подзона Henrici. Образцы этого вида встречаются весьма редко и фрагментарно в этих разрезах, что мешает достоверно определить их видовую принадлежность. Однако, присутствие этого вида в упомянутых слоях весьма вероятно.

Пельтоцератины нижнего оксфорда в разрезах Русской плиты встречаются реже, чем представители других семейств, поэтому в данной работе они специально не рассматриваются. Некоторое исключение составляют формы, близкие к *Peltoceras* (*Peltoceratoides*) *athletoides* (Lahusen), известные из горизонта с крупными аммонитами с фосфатизированными оборотами в разрез Михайловцемент I, слой 12 (средняя часть) и



Михайловцемент II, слой 6 (нижний оксфорд, подзона Praecordatum, биогоризонт *alphacordatum*). Этот вид был описан И. Лагузеном (1883, табл. X, ф. 5-8, неотип не выделен, типовая серия утрачена из-за разрушения пиритизированных оригиналов) в разрезах на р. Проне, недалеко от г. Михайлов. Изучение этого вида в разрезах Юго-Восточной Франции (Bonnot, Cariou, 1999) показало, что он весьма характерен для зоны *Mariae* и подзоны *Scarburgense*. Названия этой зоны и подзоны в шкале Субсредиземноморской провинции было предложено заменить на *Athletoides*, а в средней части подзоны был выделен одноименный биогоризонт. В разрезах Михайлова экземпляры, которые могут быть отнесены к данному виду, известны в стратиграфически более высоком интервале.

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

## Глава 2.3. Принципы построения инфразональной шкалы

### 2.3.1. Биогоризонты и принципы их выделения

В настоящее время биостратиграфические шкалы юры Европы и европейской части России существенно детализированы за счет введения, помимо конвенционных зональных шкал, последовательности фаунистических горизонтов (биогоризонтов). Под биогоризонтом в данной работе понимается (по [Рогов и др., 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"*.

Концепция биогоризонтов формировалась более ста лет, параллельно с методом зональной стратиграфии. Отметим лишь ключевые события, связанные с ее развитием:

**1852** - выделение зон юрской системы А. д'Орбиньи (d'Orbigny, 1852)

**1856** - выделение зон юрской системы А. Оппелем (Oppel, 1856).

**1857** - выделение по аммонитам горизонтов внутри зон юрской системы А. Оппелем (Oppel, 1857, p. 209). Такое деление произведено только для зоны *Ammonites macrocephalus* келловейского яруса, в которой выделено два горизонта - а) *Horizont des Amm bullatus* и б) *Horizont des Amm. Calloviensis*. По Оппелю (ibid., p. 211) горизонты, в отличие от зон, выделяются по слабым отличиям, заметным только в локальном районе. Упомянутые горизонты автор распознавал только в пределах Германии, в то время как зоны - в Европе в целом. Внутреннее деление по аммонитам предполагалось и в предыдущей работе (Oppel, 1856, p. 425) для других зон, например в основании зоны *Amm. Humphriesianus*, где Оппель выделял слои с *Amm. Sausei*.

**1869** - концепция эволюционных мутаций Ваагена (Waagen, 1869), разработанная на примере филогенетического ряда батских и келловейских аммонитов. Зону предложено рассматривать как интервал, соответствующий длительности существования одной мутации.

**1893** - концепция *гемеры* С.С. Бакмена (Buckman, 1893, 1898, 1902, 1909-1930). Согласно автору, гемера (*hemera*) является "хронологический индикатором"

минимального стратиграфического интервала, устанавливаемого по “расцвету” (асме) одного или нескольких видов. Первая последовательность гемер была выделена на основе изучения аммонитов в среднеюрских известняках Нижнего Оолита (Inferior Oolite Group) в районе Дорсета и Южного Сомерсета (Англия). Здесь Бакмэну (Buckman, 1893) удалось реконструировать полную детальную последовательность фаунистических комплексов по множеству разрезов, каждый из которых содержит лишь небольшой фрагмент этой последовательности. Разработанная таким образом "полигемерная система" являлась, по сути, первой аммонитовой инфразональной шкалой аалена и байоса, обладавшей качеством стандартной шкалы. Ее структура в дальнейшем полностью подтвердилась после переизучения тех же самых разрезов (Callomon, Chandler, 1990). По мнению Бакмена, гемера является геохронологическим эквивалентом зоны (биозоны), тем не менее, детальность последовательности гемер, выделенных им в разные годы, превысила детальность существующих на тот момент (и на настоящий момент) зональных шкал юры Европы в несколько раз. Таким образом, подход Бакмена следует рассматривать как первую концепцию инфразональной стратиграфии.

**1923** - обозначение А. Трумэном (Trueman, 1923) термином "эпиболь" стратиграфического эквивалента гемеры Бакмена.

**1928** - сводная инфразональная модель юрской системы Англии, разработанная С.С. Бакменом (Buckman, 1909-1930) на основе концепции гемер. Детальность разработанной шкалы биозон (гемер) не уступала современным шкалам. Например, современному бату соответствовала последовательность в 23 гемеры, а келловою - 38 гемер, что близко к детальности разбивки современных инфразональных шкал Европы (16-19 для бата и 35 - 40 для келловея). Тем не менее, большая часть последовательности гемер Бакмена в них не используется, поскольку считается ошибочной.

**1928** - первое использование термина "зонула" Ц.Л. и М.А. Фентонами (Fenton, Fenton, 1928).

**1964** - определение *горизонта* (horizon) как минимального “инфраподзонального” биостратиграфического подразделения (Callomon, 1964, p. 271) и первое их выделение в келловею (только в подзоне Grossouvrei и зоне Lamberti).

**1984** - определение *фаунистического горизонта* (faunal horizon) (Callomon, 1984a, p. 624) на основе критерия детальности: “фаунистический горизонт – слой или серия слоев, характеризующихся ассоциацией ископаемых, внутри которой никакой дальнейшей стратиграфической дифференциации фауны или флоры не наблюдается”.

**1985** - определение фаунистического горизонта на основе филогенетического критерия (Callomon, 1985, p. 52): “горизонт определяется как подразделение, в котором эволюционные изменения неразличимы, и, таким образом, в практических целях его длительностью можно пренебречь”.

**1985** - концепция *зонул* (включая критерии их выделения) как минимальных биостратиграфических подразделений, прослеживаемых в пределах палеобиогеографической провинции (Phelps, 1985).

**1995** - критический обзор существующих концепций инфразональной стратиграфии и первое использование термина “*биогоризонт*” (biohorizon) вместо “фаунистический горизонт” Калломона (Page, 1995, p. 805). Согласно Пэйджу, биогоризонт - это “слой или серия слоев, охарактеризованных комплексом ископаемых, внутри которого дальнейшая стратиграфическая дифференциация фауны (или флоры) не может быть произведена. Из этого следует, что биогоризонт эффективно определяется как в кровле, так и в подошве в конкретном разрезе”. Автор предложил их обозначать не только латинским названием вида-индекса, но и номером. Последовательность биогоризонтов устанавливается, в первую очередь, по последовательности таксономических комплексов и может быть интегрирована в стандартную зональную шкалу. Биогоризонты и *зонулы* К. Пэйдж рассматривал как принципиально разные инфразональные подразделения, при этом *зонулу* он определял как “наименьший компонент хроностратиграфической иерархии, определяемый, как и стратоны более высокого ранга, стратотипом нижней границы”, т.е. хроностратиграфический эквивалент биогоризонта плюс потенциальный перерыв между горизонтами.

**1997** - включение инфразональных подразделений, наряду с зональными, в стандартные шкалы всех ярусов юрской системы (Cariou, Hantzpergue et al., 1997).

**2002** - разработка номенклатурных правил, регламентирующих выделение, описание и использование биогоризонтов (Гуляев, 2002; Gulyaev et al., 2010, Рогов и др., 2012).

Все инфразональные подразделения, обозначенные западноевропейскими авторами (Callomon, 1984a,б, 1985, 1995; Page, 1995 и др.) различными названиями (*эпиболь*, *горизонт*, *фаунистический горизонт*, *фауна*, *зонула*, *биогоризонт*), имеют близкую сущность. В данной работе из вышеперечисленных названий, обозначающих геостратиграфический эквивалент *гемеры*, используется только одно - *биогоризонт*. Это название предпочтительнее, чем “фаунистический горизонт” Калломона, поскольку обладает более широким смысловым значением. Несмотря на то, что этот термин в

литературе имеет различные трактовки, например как поверхность раздела, т.е. биостратон, не имеющий объема (Murphy, Salvador, 1999), он настолько широко используется как инфразональный биостратон (в понимании Пэйджа) в биостратиграфии мезозоя, что почти вытеснил из практики другие его значения. Геохронологическим эквивалентом биогоризонта является гемера.

Биогоризонты определяются по нижеследующим критериям:

**1. Критерий детальности (неделимости):** биогоризонтом является биостратиграфическое подразделение, в котором дальнейшее стратиграфическое деление невозможно по выбранной группе таксонов. Обеспечить такую детальность можно при условии, если биогоризонт выделяется только по виду- или подвиду-индексу, а не по всему таксономическому комплексу. Поэтому биогоризонт не должен устанавливаться в разрезе, если вид (подвид)-индекс в нем не найден.

**2. Критерий границ.** Биогоризонт характеризуется нижней и верхней границей, в отличие от конвенционных биостратонов – зон, подзон, а также зонул и, соответственно, не отвечает принципу смыкаемости. Этим биогоризонт принципиально отличается от договорных подразделений (зон и подзон). Его использование существенно облегчает стратиграфические процедуры при изучении конкретных отложений, поскольку в разрезах всегда существуют «немые» интервалы, отнесение которых к той или иной зоне является субъективным. Применение шкал биогоризонтов позволяет более обоснованно определять границы зональных подразделений и проводить межрегиональную корреляцию.

**3. Филогенетический критерий.** Биогоризонт в большей степени отвечает критерию детальности в том случае, если он выделен по наименьшему звену филологии руководящего таксона - виду или хроноподвиду. Соблюдение филогенетического принципа возможно при условии выделения не одного, а последовательности биогоризонтов по видам (подвидам) всей филологии или ее части. Это повышает гарантию того, что инфразональная шкала не будет иметь пропусков. Критерий детальности в сочетании с филогенетическим при выделении биогоризонтов может привести к частичному перекрытию соседних биогоризонтов.

**4. Корреляционный критерий.** Корреляционный потенциал биогоризонта не имеет ограничений и, как минимум, должен быть достаточно высоким, чтобы обеспечивать его корреляцию за пределами одного-единственного разреза, где он может быть выделен. Как показывает практика, биогоризонты могут прослеживаться широко, нередко за пределы региона или биохоремы высокого ранга, иногда даже области или

надобласти (Callomon, 2001; Рогов и др., 2009). По этому признаку они не уступают зонам.

**5. Количественный критерий.** Выделение инфразональных подразделений возможно по количественному изменению вида(подвида)-индекса в разрезе, поэтому биогоризонт часто характеризует только акме-уровень вертикального распространения таксона в том или ином регионе.

На практике реальные биогоризонты отвечают не всем критериям сразу, а только нескольким. Чаще всего в обратной зависимости находятся критерий детальности и корреляционный критерий, вследствие чего одни биогоризонты обеспечивают детальную или сверхдетальную разбивку инфразональных шкал на биогоризонты с низким корреляционным потенциалом, а другие - широкую пространственную увязку различных региональных шкал при любом уровне детальности. Такие различия позволили выделить два типа биогоризонтов - *филогенетический* и *иммиграционный* (Захаров и др., 2007; Rogov et al., 2009; Рогов и др., 2012). Это деление весьма условно, поскольку один и тот же биогоризонт может быть филогенетическим в одной биохореме, и иммиграционным в другой. Например, келловейские биогоризонты *Cadoceras elatmae*, *C. milashevici milashevici*, *Longaeviceras stenolobum* являются филогенетическими для Восточно-Европейской провинции и иммиграционными для Сибирской и, наоборот, батский биогоризонт *Cadoceras calyx calyx* для первой провинции является иммиграционным, а для второй - филогенетическим.

Тем не менее, биогоризонты нередко бывают универсальными, поскольку могут соответствовать принципу детальности и, одновременно, обладать высоким корреляционным потенциалом. Такие биогоризонты обычно выделяются и устанавливаются в разных провинциях одной палеобиогеографической области, например космоцерасовые и кепплеритовые биогоризонты келловея (*Kosmoceras obductum*, *K. medea medea* и др.), одинаково характерные для Восточно-Европейской и Западно-Европейской провинций.

Строго филогенетические биогоризонты обычно выделяются по таксонам эудемичных филолиний, с низким корреляционным потенциалом, например виды *Cadochamousssetia*.

Таким образом, по соотношению 1 и 4 критериев биогоризонты можно разделить на четыре типа:

тип биогоризонта	соответствие филогенетическому критерию	высокий корреляционный потенциал
универсальный	да	да
факультативный	да, для одной из двух и более биохорем	да
строго филогенетический	да	нет
строго иммиграционный	нет, если не выделены биогоризонты по другим видам той же филолинии	да

Биогоризонты по многим признакам близки другим биостратонам, что нередко порождает путаницу в их понимании. К ним относится биостратиграфическая зона, включая и различные ее разновидности, и слои с фауной (флорой).

Биостратиграфическая зона (Стратиграфический кодекс, 2019, Статья VII.3) или биозона (ISG, Murphy, Salvador, 1999, non Buckman, 1893), в особенности три ее разновидности - зона распространения таксона (биозона *sensu* Buckman, 1893), филозона и акме-зона (эпибола), соответствуют некоторым критериям выделения биогоризонтов: филогенетическому (филозона) и количественному (акме-зона, =тейль-зона, =пик-зона). Содержание термина "зона" широко варьирует в различных работах (например, О. Шиндевольф [1975] насчитывал 90 значений), поэтому в данной работе оно принимается в соответствии со стратиграфическим кодексом.

В отличие от биогоризонта, зона не соответствует первому критерию - неделимости, поскольку потенциально может быть разделена на любое количество подзон. Отличие зоны от биогоризонта обусловлено не только формальными соображениями, но и практикой установления исторически сложившихся зон различных региональных шкал, в первую очередь Европы. В частности, большинство аммонитовых зон юрской системы, выделенных в 19 веке, начиная с работ А. Опеля, сохранены в современных зональных стандартах Европы не только в силу их пригодности, но и для стабилизации стратиграфической номенклатуры. Тем не менее, уже в начале 20 века стало очевидно, что эти зоны могут быть разделены на подзоны и подразделения еще меньшего объема. Очевидно, что такие подразделения есть не то же самое, что и зона, они должны иметь особую сущность, концептуальное обоснование и номенклатурное оформление. Например, в келловейском ярусе Англии подзональное деление было впервые разработано Калломоном более 60 лет назад (Callomon, 1955), через сто лет после выделения зон. Через десять лет тем же автором в некоторых подзонах среднего и верхнего келловей уже были выделены биогоризонты (Callomon, 1964), и только через 25 лет после этого была разработана инфразональная шкала нижнего келловей (Callomon et

al., 1988), в настоящее время являющаяся инфразональным стандартом в Западной Европе.

Также зона отличается от биогоризонта по критерию границ, поскольку должна отвечать принципу смыкаемости, вследствие чего в зональной последовательности исключается разрыв, "т. е. отсутствие стратиграфического интервала, который не охарактеризован данной группой организмов, и отсутствие перерыва в осадконакоплении" (Стратиграфический кодекс, 2019, с. 34). Поэтому, фактически, зона в любой зональной последовательности может определяться по нижней границе. Соблюдение этого условия на практике приводит к тому, что зоны в разрезе являются в той или иной мере условными и экстраполированными, поскольку 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. Слои с фауной (флорой) необходимы для первичной разбивки отложений, "в которых остатки организмов либо вовсе не встречаются в подстилающих или перекрывающих образованиях, либо встречаются редко" (Стратиграфический кодекс, 2019, *Статья VII.10*). Поэтому они впоследствии должны быть заменены основными биостратонами. Биогоризонты, могут выделяться (и изначально были выделены) в разрезах с прекрасной палеонтологической охарактеризованностью. Как и зоны, они также относятся к категории основных биостратонов, а их стабильная последовательность может составлять инфразональный стандарт любого региона или биохоремы.

Биогоризонты широко применяются, начиная с пионерных работ Дж. Калломона (Callomon, 1964; 1984b; Callomon et al. 1988, Callomon, Chandler, 1990 и др.), широко применяется в зарубежной Европе с середины 1990х годов (Cariou, Hantzpergue et al., 1997 и др.), однако регулирующие правила выделения инфразональных подразделений были разработаны позднее уже российскими авторами (Гуляев, 2002; Gulyaev et al., 2010, Рогов и др., 2012). Проблематика номенклатуры биогоризонтов впервые рассмотрена в работе



Д. Б. Гуляева (2002), который предложил критерии их пригодности и валидности. По Гуляеву (с. 273), **пригодным** является биогоризонт, определяемый тремя составляющими: «(1) наличием названия, состоящего из слова "биогоризонт" или его синонима, пригодного названия вида-индекса, имени автора и года опубликования названия биогоризонта; (2) наличием стратотипа...; (3) соответствием опубликования, которые приняты в действующих Международных кодексах зоологической и ботанической номенклатуры».

**Валидность** биогоризонта (там же) «определяется тройственным принципом приоритета, включающим соподчиненные принципы (1) *детальности*: биогоризонт имеющий меньший геохронологический объем приоритетен перед биогоризонтом имеющим больший геохронологический объем, (2) *преемственности*: биогоризонт, выделенный по виду той же филетической линии, что и соседние, приоритетен перед биогоризонтом выделенным по другой филетической линии, если это не противоречит принципу детальности, (3) *старшинства*: старейшее из пригодных названий приоритетно перед более поздними, если это не противоречит принципам детальности и преемственности».

Выделение вышеперечисленных критериев валидности и пригодности представляется весьма обоснованным. Характерно, что в последовательности критериев валидности на первом месте находится критерий детальности, а не старшинства, как у конвенционных подразделений. Эта «инверсия» критериев отвечает сути биогоризонтов, как элементарных биостратонов по определению. Установление критериев пригодности также необходимо, поскольку в литературе нередко можно найти примеры выделения биогоризонтов без указания стратотипа.

### **2.3.2. Биогоризонты альтернативной последовательности и принципы их выделения**

Основные операции инфразональной стратиграфии, как и в зональной стратиграфии (Степанов, Месежников, 1979; Месежников, 1992) сводятся к трем действиям: 1) расчленению разрезов и выделению инфразональных подразделений; 2) их корреляции и 3) датировке - сопоставлению с инфразональным стандартом. Результатом этих операций на первом этапе является создание местных или региональных инфразональных стандартных шкал, которые характеризуются полной последовательностью биогоризонтов и, по умолчанию, не должны содержать пропусков. Такая последовательность является основой для увязки разрезов на большей части региона или биохоремы.

Между тем, биостратиграфические подразделения стандартной региональной шкалы не всегда могут эффективно прослеживаться внутри региона, палеобиохоремы и, в особенности, в экотонных районах. За пределами региона корреляционные возможности большинства биостратонов региональных стандартов сводятся к минимуму. Это связано с тем, что вид-индекс и другие виды того же семейства, к которому принадлежит вид-индекс, не распространены повсеместно и равномерно на всем пространстве данного региона. По этой причине стандартный биогоризонт, а иногда даже зона, не могут достоверно устанавливаться в разрезе, если вид-индекс или близкие к нему виды не найдены, но присутствуют представители других семейств, в особенности более характерных для соседних регионов. В таких случаях стандартные биостратоны устанавливаются под знаком вопроса или вовсе условно. Например, для большей части келловея Европейской России (зоны Koenigi, Calloviense, Jason, Coronatum и Athleta) видами-индексами подзон и биогоризонтов являются аммониты семейства Kosmoceratidae. Но во многих разрезах этого региона, в особенности в северной его части (бассейны рек Унжи, Сысолы, Яренги, Камы, Печоры), космоцератиды редки или отсутствуют, а в слоях, наоборот, преобладают виды аммонитов других семейств, в первую очередь Cardioceratidae. Распространение видов кардиоцератид в разрезах часто не совпадает с распространением видов космоцератид, поэтому биостратиграфическое деление по стандартной шкале в таких разрезах становится условным и субъективным.

Для решения таких спорных вопросов биостратиграфии напрашивается идея создания *альтернативной биостратиграфической шкалы* (АБШ) - последовательности биостратонов (зон и биогоризонтов) по альтернативной группе таксонов, которая бы рассматривалась наряду с *основной последовательностью* как составная часть региональной стандартной шкалы. Для Европейской России альтернативная инфразональная шкала разработана для келловея по кардиоцератидам (Киселев, 2005, 2006). Целесообразность и практичность такой шкалы обусловлены следующими причинами:

1. Альтернативная шкала необходима как основа для биостратиграфического расчленения тех разрезов региона, где биостратоны основной шкалы не могут быть установлены. Например, разработанная АБШ по кардиоцератидам была применена как единственно возможная биостратиграфическая основа при расчленении разрезов келловея бассейна р. Унжи (Киселев, 2013), Сысолы (Киселев, 2006) и отдельных интервалов в разрезах Рязанской области (Kiselev, Rogov, 2018).

2. При сопоставлении основных биостратиграфических шкал различных регионов (региональных стандартов) альтернативные шкалы выполняют функцию корреляционного посредника. Корреляционный потенциал таких шкал увеличивается при условии широкого географического распространения видов-индексов образующих его биостратонов.

3. Альтернативная шкала в целом или отдельные ее фрагменты (зоны и (или) биогоризонты) является основой для разработки вторичных географических стандартов. Такая необходимость возникает в случае, если основная биостратиграфическая шкала какого-либо региона, входящая в состав некой палеобиогеографической области, не отвечает требованиям, предъявляемым к надрегиональным стандартам. В этом случае может быть использована альтернативная шкала региона из другой палеобиогеографической области, разработанная по той же группе таксонов (аммонитов), что и основная шкала региона из соседней палеобиогеографической области (при условии ее более высокого качества). Например, при разработке Бореального (Арктического) стандарта байоса, бата и келловей чаще принято использовать как основу биостратиграфические стандарты регионов Арктической области (в первую очередь Восточной Гренландии и Северной Сибири). Эти шкалы, основанные на последовательности кардиоцератид, хорошо подходят для разработки Бореального стандарта байоса и бата, но мало пригодны для келловейской его части. Келловейские биостратоны регионов Арктики (выделяемые по кардиоцератидам) существенно уступают по детальности и по корреляционному потенциалу зонам и биогоризонтам альтернативной шкалы Европейской России, поэтому, по крайней мере на настоящий момент, не могут конкурировать с ними в роли возможной основы Арктического стандарта (см. ниже, гл. 2.7). Поскольку вторичный географический стандарт не должен создаваться из виртуальных биостратонов, которые не присутствуют ни в одном региональном стандарте, то одной из функций альтернативной шкалы может быть создание основы для вторичного стандарта. Эта функция сохраняется при условии, что ни одна основная шкала какого либо региона не пригодна для этой цели.

#### *Принципы создания альтернативных биостратиграфических шкал*

1 принцип. Альтернативные биостратоны должны выделяться по подвидам или видам тех семейств, по которым разработаны *основные биостратиграфические шкалы* (ОБШ) в регионах, относящихся к соседней палеобиохореме высокого ранга (область или надобласть). Если другая биостратиграфическая шкала, отличная от основной, не

соответствует этому принципу, то она должна относиться к категории *параллельных биостратиграфических шкал* (ПБШ). АБШ и ПБШ можно рассматривать как разновидности *дополнительных биостратиграфических шкал*.

2 принцип. АБШ первично разрабатывается как дополнение к биостратиграфической региональной стандартной шкале, т.е. является частью регионального стандарта, построенной по той же ортостратиграфической группе, что и основная шкала. Если АБШ состоит из биостратонов, обладающих высоким корреляционным потенциалом, то впоследствии такая шкала может послужить основой для создания вторичного географического стандарта.

3 принцип. Для решения частных стратиграфических задач (биостратиграфическое расчленение и внутрирегиональная корреляция) альтернативная шкала может быть представлена только инфразональной шкалой - последовательностью альтернативных биогоризонтов, привязанных к зонам основной шкалы. Если же АБШ планируется как основа для вторичного географического стандарта, то она должна *обязательно* включать и зональную шкалу.

4 принцип. Альтернативные инфразональные подразделения могут не соответствовать всем требованиям, которые предъявляются к биогоризонтам. По Дж. Калломону (Callomon, 1985), биогоризонты выделяются по таксонам, которые представляют наименьшие звенья эволюции в филогенетической цепочке (*1 признак*). Обычно это хроноподвиды, которые, по сути, соответствуют мутациям Вагена. Однако Калломон также предложил понимать под биогоризонтами и предельно детальные биостратоны, в которых дальнейшее биостратиграфическое деление невозможно (*2 признак*) (Callomon, 1995; Callomon, Dietl, 2000). Очевидно, что при создании альтернативных шкал биогоризонтов, признаки 1 и 2 обязательно вступают в противоречия, поскольку темпы эволюции у разных таксонов разные. Поэтому признакам 1 и 2 должны удовлетворять только биогоризонты основной шкалы. Альтернативные биогоризонты отвечают только признаку 1 и могут занимать любой стратиграфический объем.

5 принцип. Чтобы соответствовать критериям детальности инфразональная альтернативная шкала должна представлять последовательность биогоризонтов, выделенных по видам или подвидам одной или нескольких филолиний альтернативного таксона. Зона альтернативной шкалы, по возможности, должна объединять биогоризонты, выделенные по видам одной филолинии или ее участка с определенной спецификой. Поэтому границы альтернативных зон могут не совпадать с границами примерно эквивалентных им зон основной шкалы. Например, альтернативная зона Milaschevici

объединяет биогоризонты, выделенные по хроноподвидам *Cadoceras (Rondiceras) milashevici* (Nik.), и соответствует всей зоне Jason, но также и части нижележащей зоне Calloviense. Поэтому подъярусная граница (нижнего-среднего келловея) в альтернативной шкале проходит внутри зоны и даже внутри одного из биогоризонтов. Для того, чтобы зафиксировать подъярусную границу, которая не устанавливается по видам рондицерасовой группы, в зону Milashevici включен дополнительный биогоризонт *arcticoides*, вид-индекс которого относится к другой филологии кардиоцератид.

#### *Альтернативная биостратиграфическая шкала келловея Европейской России*

Представленная в данной работе АБШ келловея Европейской России разработана по вышперечисленным принципам. За основу взята последовательность биогоризонтов, выделенная ранее по видам семейства *Cardioceratidae* (Киселев, 2005, 2006). Инфразональная шкала дополнена зонами, большинство из которых являются частью основной шкалы келловея нескольких регионов Арктики (в первую очередь Северной Сибири) и новой версии Бореального (Арктического) стандарта (см. главу 2.7). АБШ разработана только для внутренней части келловейского яруса, соответствующей последовательности биостратонов, выделенных по видам семейств преимущественно суббореального или тетического происхождения (*Kosmoceratidae*, *Pseudoperisphinctidae*, *Aspidoceratidae*, *Pachyceratidae*). К ним относятся зоны Koenigi, Calloviense, Jason, Coronatum и Athleta, т.е. верхняя часть нижнего келловея, средний келловей и низы верхнего келловея. Альтернативная шкала, соответствующая этому стратиграфическому интервалу представлена пятью зонами (Tolype, Sublaeve, Milashevici, Stenolobum, Nikitini) и 14 биогоризонтами (рис. 2.3.1), показаны справа желтой заливкой). Из выделенных зон лишь две верхние зоны полностью эквивалентны двум зонам основной шкалы (Coronatum и Athleta), а из биогоризонтов - только три. Остальные биогоризонты превышают по объему биогоризонты основной шкалы в 1,5-2 раза, а в одном случае - в 4 раза. В дополнение к ним в зоне Sublaeve выделено два альтернативных биогоризонта Англии (рис. 2.3.1, показаны темно-желтой заливкой), которые удобны для межрегиональной корреляции и составляют часть Бореального стандарта. Нижние две зоны, Tolype и Sublaeve, включая инфразональную шкалу, выделены, в основном, по разрезам Европейской России, но установлены также и в Северо-Западной Европе (в основном, в Англии). Поэтому они могут рассматриваться как альтернативная шкала Бореально-Атлантической области. Остальные зоны (Milashevici, Stenolobum, Nikitini) в пределах этой биохоремы являются сугубо среднерусскими.

Альтернативные биостратоны келловя редко совпадают на границах с подразделениями основной шкалы, поэтому установление последних по кардиоцератидам, которые часто доминируют в аммонитовых таксоценозах келловя или являются единственной группой аммонитов, делает биостратиграфическое расчленение достаточно условным. Наоборот, установление альтернативного биостратона в разрезе лишено условности, в связи с чем после проведения биостратиграфического расчленения из стратиграфических задач остается только вопрос корреляции альтернативного биостратона с подразделениями других шкал.

ОСНОВНАЯ ШКАЛА			ДОПОЛНИТЕЛЬНЫЕ ШКАЛЫ (альтернативная и параллельная)				
ЗОНА	Подзона	биогоризонт		биогоризонт	ЗОНА		
Верхний келловей	LAMBERTI	Lamberti	paucicostatum	cf. mrazeci	НИКИТИНИ		
			mojarowskii				
			lamberti				
			praelamberti				
	ATHLETA	Henrici	henrici	geminatum			
			Kuklikum			kuklikum	nikitini
			Proniae			rowlstonense	
	CORONATUM	Grossouvrei	grossouvrei	alpha		STENOLOBUM	
			posterior				
	JASON	Obductum	crassum	stenolobum			
obductum			praestenalobum				
Jason		jason jason	arcticoides	milaschevici pura	MILASCHEVICI		
		jason sedgwickii					
Medea	medea magnum	milaschevici milaschevici					
	medea medea						
Средний келловей	CALLOVIENSE	Enodatum	enodatum aeeta	milaschevici khudyaevi			
			enodatum enodatum				
			enodatum crispatum				
			fracidus		tscheffkini		
	Calloviense	micans	sublaeve rugosum	geerzense			
		calloviense	sublaeve sublaeve				
	KOENIGI	Galilaei	galilaei	sokolovi	SUBLA-EVE		
			Curtilobus			curtilobus	
			Gowerianus			gowerianus	chamousseti
	Subpatruus	Subpatruus	saratovensii	toricellii			
subpatruus							
surensis							
tschernyschewi							
Elatmae		Elatmae	elatmae	pavlowi			
			falsum				
			frearsi	jacquoti			
			breve				

- биостратоны, выделяемые в Европейской России по кардиоцератидам
- биостратоны, выделяемые в Северо-Западной Европе по кардиоцератидам
- биостратоны, выделяемые по космоцератидам
- биостратоны, выделяемые по другим таксонам

**Рис. 2.3.1.** Зональное и инфразональное деление келловей Европейской России по аммонитам в основной и дополнительных (альтернативной и параллельной) биостратиграфических шкалах, используемое в данной работе. Альтернативная шкала разработана по кардиоцератидам (обозначено желтой заливкой), параллельная - по космоцератидам (обозначено белой заливкой). Для параллельной шкалы

Биогоризонты альтернативной шкалы хорошо прослеживаются в различных субрегионах Европейской России (рис. 2.3.2). На юго-востоке Русской плиты (Оренбургская обл.) и северо-западной части Туранской плиты они могут быть

установлены только в отдельных горизонтах, соответствующих 13-22% совокупного инфразонального объема келловея. В центральных частях Европейской России (Среднерусское поле) доля биогоризонтов АБШ уже составляет 25-100% инфразонального объема (в среднем 68%), а в северной части (бассейны рек Печоры и Сысолы) - 98%. При этом в северном субрегионе инфразональный объем чаще всего представлен только альтернативными биостратонами. Таким образом, практическое использование АБШ, в целом, сдвигается к северным субрегионам. Тем не менее, и в Центральной России доля альтернативных биогоризонтов, которые могут быть установлены в разрезах, существенно увеличивается в отдельных субрегионах (Среднее Поволжье, бассейн р. Унжи). При этом, более высокое разнообразие семейств в аммонитовых таксоценозах келловея южных субрегионов (например, в Саратовском Поволжье) позволяет устанавливать в разрезах биостратоны как основной, так и альтернативной шкалы по всему стратиграфическому интервалу. Наоборот, в северных субрегионах Центральной России (бассейн р. Унжи) зачастую можно установить лишь альтернативные биостратоны. Так, в разрезах верховьев Унжи (Черменино) только в небольшой части келловейской части разреза (25% инфразонального объема) были установлены биогоризонты основной шкалы, а в остальной части - альтернативные биогоризонты (Киселев, 2013).

Альтернативная биостратиграфическая последовательность биостратонов, вместе зонами и биогоризонтами основной шкалы, выделенным по кардиоцератидам (*Elatmae*, *Subpatruus*, *Lamberti*), образует единую шкалу келловея, разработанную по видам одного семейства аммонитов. Такая совокупная шкала более удобна для осуществления межрегиональной корреляции келловея Европейской России и Арктики, чем только одна основная шкала.

Описание подразделений АБШ келловея дано в отдельном разделе (см. главу 2.7). Биогоризонты параллельной шкалы, выделенные по космоцератидам и макроцефалитидам, не описываются (они лишь указаны на **рис. 2.3.1**)



основная шкала				альтернативная шкала																	
ЗОНА	Подзона	биогоризонт		биогоризонт		Мангышлак	бассейн р. Урал	Ср. Поволжье	бассейн р. Оки	Верхнее Поволжье	респ. Коми										
Верхний келловей	ATHLETA	Kuklikum	<i>kuklikum</i>	<i>nikitini</i>																	
		Proniae	<i>rowlstonense</i>																		
		Phaeinum	<i>proniae</i>	<i>lahuseni</i>																	
	<i>phaeinum</i>																				
Средний келловей	CORONATUM	Grossouvrei	<i>grossouvrei</i>	<i>alpha</i>																	
			<i>posterior</i>																		
		Obductum	<i>crassum</i>	<i>stenolobum</i>																	
			<i>obductum</i>			<i>praestenolobum</i>															
	JASON	Jason	<i>jason jason</i>	<i>milaschevici pura</i>																	
			<i>jason sedgwickii</i>																		
		Medea	<i>medea magnum</i>			<i>milaschevici milaschevici</i>															
			<i>medea medea</i>																		
Нижний келловей	CALLOVIENSE	Enodatum	<i>enodatum aeeta</i>	<i>milaschevici khudyaevi</i>																	
			<i>enodatum enodatum</i>																		
			<i>enodatum crispatum</i>			<i>tscheffkini</i>															
			<i>fracidus</i>																		
	Calloviense		<i>micans</i>	<i>geerzense</i>																	
			<i>calloviense</i>																		
	KOENIGI	Galilaei	<i>galilaei</i>	<i>sokolovi</i>																	
		Curtilobus	<i>curtilobus</i>			<i>tolype</i>															
		Gowerianus		<i>gowerianus</i>	<i>chamousseti</i>																
				<i>metorchus</i>																	

**Рис. 2.3.2.** Инфразональный объем келловей и положение биогоризонтов альтернативной шкалы в разрезах Европейской России и прилегающих районах Перитетиса. Показана только та часть келловей, для которой разработана альтернативная шкала. Интервалы разрезов, где установлены или могут быть установлены альтернативные биогоризонты, обозначены желтой заливкой; остальные интервалы, где могут быть установлены только биогоризонты основной шкалы - серой заливкой.

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

### **2.4.1. Введение**

Несмотря на высокое разнообразие кардиоцератид в бата и келловей высокобореальных регионов, корреляция бореальных и суббореальных стратиграфических шкал сильно затруднена, в основном из-за существенных различий в видовом составе их аммонитовых комплексов. Отсутствие видов кардиоцератид бореально-атлантического типа в бореальных комплексах аммонитов всех подъярусов бата и келловей считалось достаточно установленным для Южной Аляски (Imlay, 1953; 1975; Callomon, 1984b), Арктической Канады и Британской Колумбии (Friebold, 1961; 1964; Friebold, Tipper, 1967; Callomon, 1984; Arthur et al, 1993; Hall, Poulton, 2012; 2019), что напрямую отразилось на предложенных схемах корреляции. В связи с этим, прямая увязка на видовом уровне между европейскими и высокобореальными шкалами, считалась практически невозможной что было отмечено еще В.И. Бодылевским (1960).

Корреляция подъярусов различными авторами проводилась по распространению общих родов, а биостратонов меньшего объема (зон, подзон и биогоризонтов) – по косвенным признакам (положению стратонов в вертикальной последовательности и распространению филогенетических аналогов суббореальных видов). Подобная методика допускает большую свободу для субъективизма в корреляции.

Корреляция шкал различных регионов Арктики, расположенных вблизи с Бореально-Атлантической областью (В. Гренландия, ЗФИ, Шпицберген, Новая Земля, Северная Сибирь) и суббореальных регионов возможна по общим видам, т.е. прямым путем. Для ее осуществления наибольшее значение имеют последовательности кардиоцератид бата-келловей Восточной Гренландии и экотонных районов Европейской России (Восточно-Европейская палеобиогеографическая провинция). В первом случае корреляционным потенциалом обладают кардиоцератиды восточно-гренландского происхождения (ВГ-таксоны), проникавшие в суббореальные регионы или в другие регионы Арктики, преимущественно, в бата-раннем келловее. Во втором случае корреляционное значение имеют кардиоцератиды среднерусского происхождения (СР-таксоны), распространявшиеся за пределы Восточно-Европейской провинции, в основном, в келловее. Подчиненное значение имеют кардиоцератиды, проникавшие в Восточно-Европейскую провинцию из различных регионов Арктики (исключая В. Гренландию) - А-таксоны. И в том и в другом случае ВГ-таксоны, А-таксоны и СР-таксоны за пределами своих центров происхождения и провинций занимают подчиненное положение среди

местных кардиоцератид. В Арктике прямая корреляция по ВГ- и СР-таксонам лучше всего обоснована для шкал регионов, расположенных по соседству с Бореально-Атлантической областью: Восточной Гренландии, шельфа Северного, Норвежского и Баренцева морей, бассейна р. Печоры, Шпицбергена, Земли Франца-Иосифа и Новой Земли. В последнее время схемы корреляции по ВГ- и СР-таксонам предлагаются и для верхнего бата и келловея Северной Сибири (Князев и др., 2007, 2009, 2010, 2011, 2017; Меледина, 2013, Меледина и др., 2015 и др.).

Изучение келловейских кардиоцератид в разрезах Европейской России обнаружило достаточно частую встречаемость в аммонитовых комплексах стандартных западно-европейских зон и подзон келловея видов, ранее известных только в Арктическом бассейне (Киселев, 1999; 2001a,b; 2002; 2005; Князев и др., 2011). Наибольшее количество общих видов принадлежит среднему келловею. В интервале бат-келловей Русской платформы насчитывается до 100 видов кардиоцератид, из которых не менее 25 одновременно встречаются и в разрезах келловея Арктической области и около 30 являются викарирующими (и примерно одновозрастными) формами. В рассматриваемом интервале эти виды образуют до 40 комплексов, распространение которых в объеме стандартных западноевропейских подразделений является установленным.

Новые данные по составу и распространению кардиоцератид в бате и келловее Европейской России позволяют существенно уточнить зональные и инфразональные шкалы высокобореальных районов и провести их корреляцию с европейской стандартной шкалой. В первую очередь это относится к Северной Сибири и Восточной Гренландии, в комплексах кардиоцератид которых наблюдается наибольшее количество общих видов (**таб. 2.4.1**).

**Таблица 2.4.1.** Доля (в процентах) совместно встречающихся видов кардиоцератид в Европейской России и различных регионах Панбореальной надобласти. В - викарирующие виды, О - общие виды. D - среднее расстояние от центральной части Русского моря (Рыбинск) до соответствующего региона в конце средней юры (округленно, на основе модельной реконструкции по Müller et al., 2019).

регион	D, км	бат		нижний келловей		средний келловей		верхний келловей		среднее	
		О	В	О	В	О	В	О	В	О	В
Восточная Гренландия	3300	67	25			16		12		<b>30</b>	
ЗФИ	2500	33	0			19		7,3		<b>14,8</b>	
Шпицберген	2498	33	3			5		12		<b>13,2</b>	
Северная Сибирь (Анабарский зал.)	4700	44	11	22	27	9	10			<b>23</b>	<b>15</b>
Арктическая Канада (Юкон)	4800	33	6			5	11	0		<b>11</b>	<b>11</b>
Южная Аляска	6400	0	2,7	30,5	5,5	57	0			<b>2,7</b>	<b>44</b>
Британская Колумбия	7800	0	0	8,1	5,5	11	9,6	3,2		<b>5,1</b>	<b>7,5</b>
В. Европа (через Припятский прогиб)	1000	0	24			11	64			<b>25</b>	
С. Кавказ, Туранская пл.	1600	27	14			6		29		<b>19</b>	

Остальные регионы Арктического бассейна характеризуются небольшой долей общих элементов (Арктическая Канада, Южная Аляска, Британская Колумбия, Земля Франца-Иосифа, Шпицберген и Новая Земля). Наименьшим числом общих видов отличается Южная Аляска, тем не менее этот регион имеет большое значение для решения корреляционных задач, поскольку содержит наибольшее количество викарирующих видов, параллельно сформировавших сходный морфотип в отношении среднерусских, аналогов, близких по возрасту.

Доля общих таксонов у Европейской России и различных регионов Арктики обратно пропорциональна их географической удаленности в средней юре ( $r = 0,67$ ), поэтому корреляция близкорасположенных регионов должна быть наилучшей. Наиболее важными для корреляции бореального бата и 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, стратиграфические модели зонального расчленения средней юры этих территорий крайне неустойчивы для отдельных интервалов. Поэтому ниже рассматриваются вопросы корреляции, в основном, этих регионов.

#### 2.4.2. Северная Сибирь

Наиболее показательные разрезы бата и келловей в Северной Сибири располагаются в Лено-Анабарском районе побережья моря Лаптевых, охватывающем восточный берег Таймыра (р. Чернохребетная), о. Большой Бегичев (р. Иннокентьевка), берега Анабарского и Оленекского заливов, низовья р. Лены (включая Оленекскую протоку). Оба яруса здесь представлены терригенными отложениями, мощностью до 215-325 м (Меледина, 1977, 1994).

Распределение аммонитов в верхних двух ярусах средней юры Северной Сибири обстоятельно изучено во второй половине 20 века, благодаря работам В.И. Бодылевского (1960), Н.С. Воронец (1962), С.В. Мелединой (1973; 1977; 1994; Меледина и др, 1991), а в настоящее время В.Г. Князева, С.В. Мелединой, А.С. Алифирова (Князев и др., 2006, 2007, 2009а,б, 2010, 2011, 2015, 2017, 2018, 2019; Князев, Меледина, 2011; Меледина и др, 2015; Алифинов и др., 2017; 2018; Алифинов, 2009 и др.). В этих работах неоднократно проводилась ревизия и уточнение систематического состава батских и келловейских аммонитов, разрабатывались схемы зонального расчленения разрезов и корреляции зональных шкал.

До середины 1960х годов производилась, в основном, подъярусная разбивка бата и келловей (Бодылевский, 1960; Воронец, 1962; Воронец, Ершова, 1963), но одновременно создавались и первые схемы зонального расчленения по аммонитам (Sachs, 1962). Вся последующая история формирования современной аммонитовой зональной шкалы Северной Сибири сводилась к прогрессирующей детализации, разработке схем корреляции северо-сибирской шкалы с европейским стандартом и уточнению номенклатуры выделенных подразделений.

*Детализация.* Первые зональные шкалы Северной Сибири состояли из зон, объем которых, по сути, соответствовал подъярусу. В первой из них (Sachs, 1962) было выделено 7 зон, из которых две нижние зоны, располагавшиеся в бате (*Ar. ellipticus* и *Cr. vulgaris*), уже относятся к современному байосу (**рис. 2.4.1**). Более детальная разбивка была впервые проведена Мелединой (1973; 1977), при этом число зон увеличилось почти вдвое: в бате, нижнем и верхнем келловее. Однако и в этих работах все зоны, выделенные в бате, в современных шкалах располагаются в байосе, поэтому фактическая детальность расчленения составила одну зону на подъярус. В последующих работах того же автора (Меледина, 1991; 1994) добавляется 7 новых зон в батскую последовательность в современном понимании, благодаря чему средняя детальность расчленения составила около 2 зоны на подъярус. На новейшем этапе в зональную шкалу бата новых зон не добавлено, а их изменения имеют номенклатурный характер. Детализация затронула нижний и средний келловей: в нижнем подъярусе выделены 4 новые зоны и две подзоны (Князев и др., 2009б,в; 2010), а в среднем - две новые зоны, номенклатура которых до сих пор не стабилизирована (Князев и др., 2011; 2020; Никитенко и др., 2013). Средняя детализация современного бата и келловей уже составляет 3,3 зоны (подзоны) на подъярус.

**Номенклатура.** В процессе детализации зональной шкалы изменение названий затронуло большинство зон. В основном это связано с заменой вида-индекса зоны на другой вид по тем или иным причинам, к которым относятся следующие:

1. В случае, если вид-индекс с валидным названием оказывается не характерен, мало характерен или ошибочно определен для данной зоны. Примерами служит переименование зоны *Elatmae* в зону *Anabarensis* (Меледина, 1994), зоны *Falsum* в зону *Салух* (Князев и др, 2006) и всех зон среднего келловея (Князев и др, 2011; 2020).

2. При обнаружении в выделенной местной зоне вида-индекса другой, ранее выделенной (и более приоритетной) зоны из другого региона. При этом предпочтение отдается названиям зон, обладающим высоким корреляционным потенциалом. Например, после получения доказательств присутствия в разрезах базального нижнего келловея Анабарского залива, преимущественно среднерусского, вида *C. elatmae* зона *Anabarensis* была вторично переименована в зону *Elatmae* (Князев и др, 2009б).

	Сакс, 1962; Сакс и др., 1970	Меледина, 1973, 1976, 1977		Меледина, 1994; Меледина и др., 1998		Князев и др., 2011	Никитенко и др., 2013	Князев и др., 2020; Алифиров, Князев, 2020
верхний келловей	Q. lamberti Q. henrici K. spinosum K. proniae K. phaenium	?	E. subordinarium  L. keyserlingi	E. subordinarium  L. keyserlingi			E. subordinarium  L. keyserlingi	E. subordinarium  L. nikitini
средний келловей	K. grossourei K. obductum K. grossourei K. obductum K. jason K. medea	C. milashevici	слои с R. milashevici и Erymnoceras sp.	слои с R. milashevici и Erymnoceras sp.		Князев и др, 2009б, 2010 слои с Rondiceras sp. ind.	слои с L.? stenolobum ? S. ex gr. multicoslatum	R. ? stenolobum R. nikolaevi, S. stenoloboide
нижний келловей	S. enodatum S. calloviense K. galliae K. kurtlobus K. gowerianus M. kamptus M. terebratus Keppelites keppeli	C. elatmae  A. ishmae	C. emelianzevi  A. kochi	Меледина и др., 1987 C. emelianzevi C. elatmae слои с C. variable C. falsum C. barnstoni	Меледина, 1991 C. emelianzevi C. elatmae C. falsum C. anabarensis	Князев и др., 2006 C. emelianzevi  C. anabarensis	Князев и др., 2007; 2009а слои с R. milashevici и C. ex gr. durum слои с C. cf. sublaeve C. tschernyschewi C. elatmae C. frearsi	C. durum C. sublaeve C. tolype C. tschernyschewi C. elatmae C. frearsi
верхний бат	Cydoniceras discus Oxycertes orbis Procerites hodsoni	Ar. ellipticus  Ar. elegans O. jugatus	Ar. elegans O. jugatus слои с ?Iniskinites sp.	A. (?) craniocephaloide A. ishmae A. harlandi	слои с C. variable C. barnstoni A. (?) craniocephaloide C. barnstoni A. (?) craniocephaloide	C. calyx C. variable C. barnstoni слои с C. barnstoni A. (?) craniocephaloide	C. calyx  C. calyx C. variable A. (?) craniocephaloide	C. calyx C. variable A. (?) craniocephaloide
средний бат	Morrisioeras morrisi Tullites subcontractus Gracilisphinctes progradialis	Cr. vulgaris	Cr. vulgaris B. pseudoborealis O. jugatus	Ar. aff. greenlandicus Ar. arcticus Ar. aff. greenlandicus A. harlandi	слои с P. belli A. ishmae	A. ishmae	слои без аммонитов	слои без аммонитов
ниж. бат	Zigzagiceras zigzag			Ar. arcticus O. jugatus	слои с P. belli Ar. aff. greenlandicus		A. harlandi + A. ishmae Ar. greenlandicus	

**Рис. 2.4.1.** История зонального расчленения бата и келловея Северной Сибири по аммонитам и корреляции зональных шкал со стандартной шкалой Северо-западной Европы. В разных шкалах одним и тем же цветом обозначены стратиграфически эквивалентные зоны, выделенные в одних и тех же слоях северо-сибирских разрезов.

3. При изменении номенклатуры вида-индекса, в результате которого невалидное видовое название заменяется валидным. Примерами является смена названия зоны *Kochi*

на Ishmae (Меледина, 1991), названия зоны Keyserlingi на Nikitini (Алифиров, Князев, 2020).

4. При сужении стратиграфического объема зоны выделяется несколько новых зон с новыми названиями, при этом название ранее выделенной зоны, где распространен ее вид-индекс, заменяется на новое. Так, зона Emelianzevi, выделенная Мелединой (1977), в новых работах сибирских авторов (Князев и др, 2009б,в; 2010; Алифиров, Князев, 2020; Никитенко и др, 2013) не используется, а в том же самом стратиграфическом интервале выделено 4 новых подразделения - три зоны (Tschernyschewi, Tolype, Sublaeve) и одна подзона (Elatmae) (рис. 2.4.2.). При этом вид-индекс бывшей зоны Emelianzevi распространен уже в новой зоне Tolype совместно с ее видом-индексом. Другим примером служит разделение в сибирских разрезах зоны Milashevici (выделенной Саксом (Sachs, 1962) и впоследствии переведенные Мелединой в ранг слоев с фауной как "слои с R. milashevici и Erymnoceras sp.") на три зоны, которые в последней статье (Князев и др., 2020) обозначены как "C. durum", "R. milashevici и Pr. arcticoides", "R. nikolaevi и S. stenoloboide".

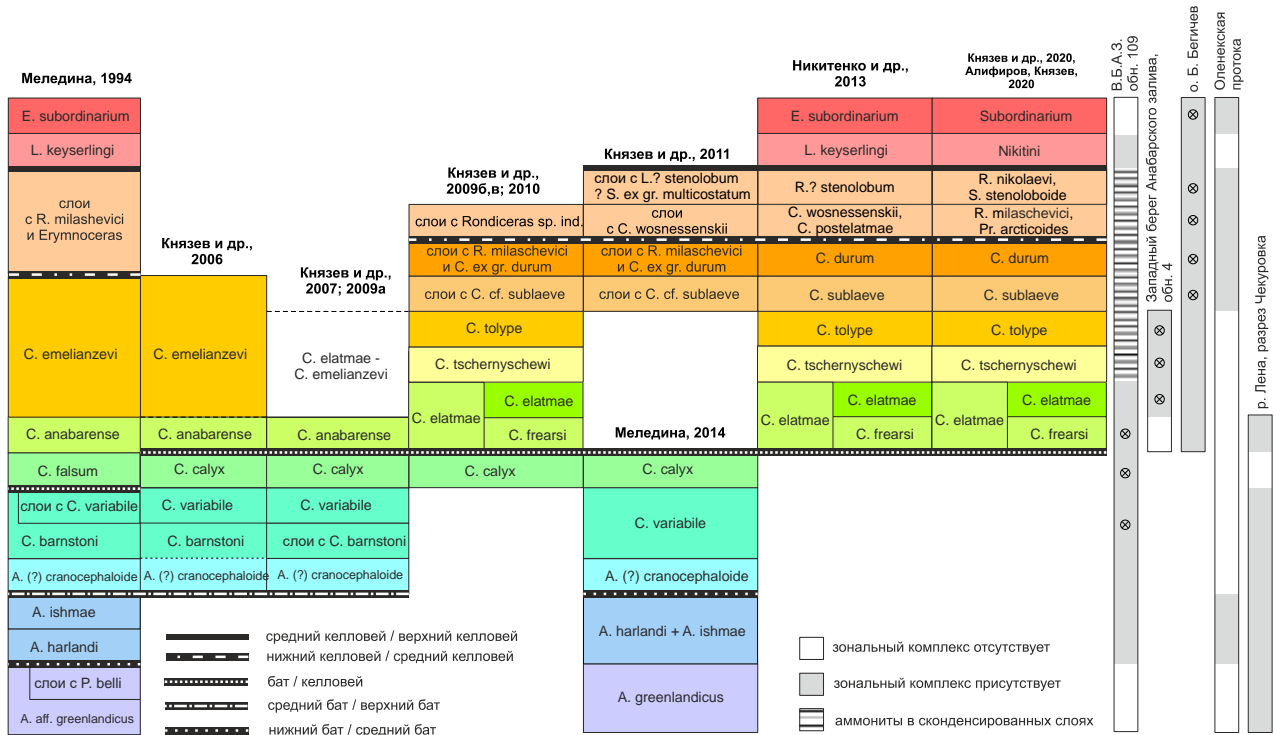


Рис. 2.4.2. История зонального расчленения бата и келловей Северной Сибири по аммонитам на современном этапе. Стратиграфически эквивалентные зоны, выделенные в одних и тех же слоях северо-сибирских разрезов, расположены на одном уровне без учета их корреляции с европейской стандартной шкалой и обозначены одним и тем же цветом. Границы между подъярусами показаны специальными символами (см. легенду). Справа приведены схематические колонки опорных разрезов, где отмечены стратиграфические

*Корреляция.* Как известно, прямая корреляция аммонитовых зон северо-сибирских стратиграфических шкал с западно-европейскими и среднерусскими крайне затруднена из-за редкой встречаемости общих видов в зональных комплексах аммонитов, поэтому схемы межрегиональной корреляции постоянно менялись. Основные преобразования в схемах корреляции затронули положение зон бата и нижнего келловея (рис. 2.4.1). Ключевые изменения затронули положение зоны *Ishmae*, которая первоначально (Sachs, 1962; Меледина, 1972, 1973) располагалась в основании нижнего келловея, но впоследствии переместилась в верхний бат (Меледина, 1991), затем в средний бат (Меледина, 1994), и, наконец, в нижний бат (Меледина, 2013, 2014). Несмотря на то, что размещение зоны *Ishmae* в батском ярусе допускалось неоднократно, ее положение в нижнем келловее доказывалось находками в ней *Cadoceras* раннекелловейского типа (Сакс и др., 1970). Впоследствии, когда присутствие каких бы то ни было кадоцератин в зоне *Ishmae* не подтвердилось, а происхождение находок настоящих раннекелловейских *Cadoceras* из вышерасположенных интервалов было доказано как в Восточной Гренландии и Европейской России, так и в разрезах Северной Сибири, зона *Ishmae* переместилась в бат. Ее положение в нижнем бате стало очевидным после совместного нахождения *Arcticoceras* с *Pseudocosmocerotinae* в Центральной России (Митта, Сельцер, 2002), что привело к очередному изменению в схеме корреляции (Меледина, 2014).

Вслед за изменением позиции зоны *Ishmae* вниз опустились и другие зоны: нижерасположенные оказались, в основном, в байосе, а вышерасположенные - в верхнем бате (зоны *Calyx*, *Variabile*, *Cranoccephaloide*) и более глубоких уровнях нижнего келловея. Зона *Anabarensis* (*Elatmae*) целиком переместилась в базальный нижний келловей (Князев и др, 2006), а у зоны *Emelianzevi* (*Tolyre*) в опустилась подошва в интервале объемом в три западно-европейские подзоны, а кровля - в две подзоны (Князев и др, 2009б,в; 2010). Корреляция этих зон, в целом, стабилизирована, поскольку находится в соответствии с зональной последовательностью Европейской России, которая рассматривается сибирскими специалистами как экотонная территория, "имеющая первостепенное значение для корреляции бореального стандарта со стандартом международным" (Меледина и др, 2011).

В настоящее время наиболее дискуссионными являются следующие нерешенные проблемы аммонитовой биостратиграфии Северной Сибири:

1. Возможность дальнейшей детализации стратиграфических шкал бата и келловея по аммонитам и создание инфразональной шкалы.



2. Проблема номенклатуры и подразделений базального нижнего келловея и возможности установления зоны *Elatmae* в Сибири. В настоящее время сибирскими специалистами зона *Cadoceras elatmae* в очередной раз (после выделения эквивалентной ей зоны *Anabarensis*) помещена в основание нижнего келловея северо-сибирской шкалы, несмотря на то, что комплекс кадоцератин этой зоны существенно отличается от зоны *Elatmae* типовой местности (Европейская Россия). Поэтому, несмотря на очевидный прогресс, который достигнут в изучении этого стратиграфического интервала, вопрос номенклатуры и палеонтологического обоснования этой зоны нельзя считать окончательно решенным.

3. Номенклатура и расчленение зон среднего келловея. В новейших работах стратиграфический интервал, эквивалентный ранее выделявшейся зоне *S. milashevici* и слоям с *R. milashevici* и *Erymnoceras* sp. подразделяется на три зоны, из которых нижняя зона *Durum* отнесена к нижнему келловею (рис. 2.4.1). Номенклатура этих зон неустойчива, что, вероятно, объясняется комплексом причин, но, в первую очередь, трудностью интерпретации разрозненного и весьма редкого палеонтологического материала. Вследствие этого некоторые экземпляры аммонитов в различных статьях переопределяются на уровне видов и даже родов. В связи с этим предложенные на настоящий момент стратиграфические модели могут существенно измениться в результате получения новых данных в опорных разрезах (Большой Бегичев, Оленекская протока, Чернохребетная).

4. Номенклатура и корреляция зоны *Subordinarium*. После выделения этой зоны (Сакс и др., 1972, Меледина, 1977) в северо-сибирских разрезах ее положение и номенклатура оставались наиболее устойчивыми по сравнению с остальными зонами келловея в данном регионе. Однако, после выделения Ю.С. Репиным (2002) рода *Dolganites* возникла переоценка родовой и видовой принадлежности вида-индекса зоны *Subordinarium*: по мнению Репина, его следует рассматривать как эндемичный сибирский вид *Dolganites sibiricus* Repin. Соответственно, при таком определении корреляция этой зоны со стандартной верхнекелловейской зоной *Lamberti* становится не бесспорной и требует дополнительного обоснования. В дальнейшем было показано (Репин и др., 2006), что слои, содержащие *Dolganites* в типовой местности (бассейн р. Усы и Адзвы) располагаются заведомо ниже, чем слои, эквивалентные зоне *Lamberti* (зона *Adzvensis*) и больше соответствуют верхам зоны *Athleta*. Это наблюдение подтвердилось при изучении разрезов на Усе и Адзье автором данной работы. Также, есть основания полагать, что комплекс аммонитов из слоя 2 обн. 3 на о. Большой Бегичев (опорный разрез зоны)

является разновозрастным (Алифинов, Князев, 2020). Учитывая новые обстоятельства, следует признать, что номенклатура и положение зоны Subordinarium требуют уточнения.

Без решения вышеперечисленных проблем невозможно проводить полноценную корреляцию северо-сибирской шкалы с последовательностью зон Европейской России и более качественно решать вопросы ее корреляции с европейской стандартной шкалой. Поэтому, прежде чем обсуждать схемы корреляции, следует рассмотреть последовательность аммонитов бата и келловея в опорных разрезах Северной Сибири (**рис. 2.4.2**) с учетом новой информации и переоценки ранее полученной. Материалом послужили литературные данные, результаты послойного изучения аммонитов из разрезов Анабарского залива и низовьев р. Лена (сборы М.А. Рогова, 2008, 2009 г.) и коллекций сибирских аммонитов в ЦНИГР Музее (колл. 9209), Геологическом музее ИГАБМ СО РАН, Якутск (колл. № 177), ЦСГМ при ИНГГ СО РАН (колл. № 311, 489).

#### **Анабарский залив**

Разрезы Анабарского залива являются наиболее показательными для изучения аммонитовых последовательностей верхнего бата, базальных горизонтов нижнего келловея и верхнего келловея (зона Nikitini). Для этих стратиграфических интервалов они являются опорными разрезами и стратотипами местных зон и подчиненных подразделений. Из многочисленных обнажений наибольшее значение имеют обн. 109 восточного берега и обн. 4, 4а западного берега Анабарского залива. Опуская обсуждение подстилающих горизонтов средней юры, рассмотрим последовательность аммонитов в этих разрезах.

*Восточный берег, обн. 109* (по Меледина, 1977, 1994; Князев и др, 2010; Алифинов, Князев, 2020)

Разрез состоит из чередующихся пачек глин и алевроитов с конкреционными горизонтами, часто содержащими аммониты. Большая часть разреза средней юры (более 300 м) относится к байосу и нижнему бату, а остальные (слои 42-48, около 60 м) - к верхнему бату и келловею. Наиболее интересна верхняя часть разреза, содержащая пограничные бат-келловейские слои.

В слое 42, мощностью около 10 м, аммониты приурочены к двум конкреционным горизонтам, находящимся в подошве и вблизи кровли. В нижних конкрециях найдено три экземпляра макроконховых кадоцератин *Cadoceras variable* Spath (Князев и др., 2009а, табл. I, фиг. 1-3) и один экземпляр того же вида найден в верхнем конкреционном горизонте (Меледина, 1994, табл. VI, фиг. 2). На основании этих находок слой 42 отнесен сибирскими специалистами к верхнему бату, зоне Variabile (Князев и др, 2007, 2009а),

которая установлена взамен ранее установленной в том же слое зоне Barnstoni (Меледина, 1994).

Из верхних конкреций слоя 42 так же происходит несколько не изображенных экземпляров кадоцератин (ГМ ИГАБМ СО РАН, колл. № 177), обозначенных в каталоге как *C. variabile*. К этому же горизонту относится небольшая выборка аналогичных кадоцератин, найденных М.А. Роговым (табл. 17, фиг. 1). Эти экземпляры значительно отличаются от типичных представителей *C. variabile* наличием в морфогенезе фазы гладкой раковины на терминальном обороте и хорошо развитой кадиконической стадии. Эти признаки присущи кадоцератинам группы *Cadoceras calyx* Spath, которые найдены в вышележащем слое 43. Комплекс неповторимых особенностей позволяет эти формы отнести к виду *C. lenaense* Meledina, который, по всей видимости, является наиболее древним из всей филологии *C. calyx*.

Таким образом, в слое 42 наблюдается последовательность, на основании которых можно различать два диахронных аммонитовых комплекса и могут быть выделены биогоризонты *C. variabile* и *C. lenaense*.

В слое 43 (мощность 6,5 м) в кровле и подошве расположено два горизонта конкреций, содержащих аммониты одного вида, которые в литературе определяются как *C. calyx*. Из нижнего горизонта изображен единственный экземпляр (экз. № 177/247, Князев и др, 2007, табл. III, фиг. 1,2) и один из верхнего (экз. № 177/245, Князев и др, 2009, табл. III, фиг. 1,2). Последний, вероятно ошибочно, подписан в последней и более ранней статье (Князев и др, 2006, табл., фиг. 2) номером 177/243, относящимся к другому экземпляру (из подошвы слоя 43). Изучение коллекции и каталога позволило выяснить истинный номер и происхождение данного экземпляра из верхнего горизонта конкреций, что, в данном случае, влияет на картину последовательности кадоцератин.

Экземпляры *C. calyx* из обоих горизонтов конкреций относятся к одной и той же морфе *C. calyx morpho calyx*, но даже на небольшой по объему выборке экземпляры видно, что, разные по стратиграфическому положению образцы, заметно различаются по степени выраженности ребер: оригиналы из кровли характеризуются более грубой и дольше сохраняющейся скульптурой. Они больше соответствует голотипу вида (восточно-гренландской разновидности), в то время как экземпляры из подошвы весьма специфичны и значительно отличаются по морфогенезу от гренландской выборки в целом (см. раздел с описанием вида). Это позволяет выделять формы *C. calyx* из подошвы слоя как более древний хроноподвид *C. calyx involutum* subsp. nov., который также можно рассматривать и как географический викариат. Соответствие *C. calyx* из кровли слоя морфотипу из

топотипической местности (Восточная Гренландия) еще нуждается в проверке, но в настоящий момент можно различать последовательность из двух подвидов в слое 43 - *C. calyx involutum* и *C. calyx calyx*, на основе которой выделяется два биогоризонта в зоне *Calyx*. Вместе с биогоризонтом *C. praecalyx* из предыдущего слоя и зоны *Variabile* они образуют единую последовательность в одной филолинии кадоцератин.

Слой 44, мощностью 5,2 м содержит два конкреционных горизонта - в подошве и в середине слоя (3,7 м выше подошвы). Из аммонитов в обоих горизонтах присутствуют только кадоцератины. Из нижнего горизонта макроконховые кадоцератины первоначально определялись как *C. anabarensis* Vodyl. (Князев и др, 2006, табл., фиг. 1), при этом констатировалось, что этот вид является старшим синонимом вида *C. apertum* Call. et Birk. (сравнение этих видов см. в разделе таксономических описаний). Впоследствии (Князев и др., 2007), кадоцератины их этого горизонта были переопределены как *C. frearsi* (Orb.) emend. Sazonov (неотип: Сазонов, 1957, табл. IV, фиг. 1), а также был изображен другой экземпляр из этого слоя (Князев и др, 2007, табл. I, фиг. 1) под тем же названием. В соответствии с этими определениями в данном разрезе, в зоне *Elatmae*, была выделена подзона *Frearsi*, которая включала слой 44. В более поздней работе (Князев и др., 2010) сибирские коллеги дополняют видовой список кадоцератин того же горизонта новыми названиями: *Cadoceras* aff. *frearsi* и *Cadoceras elatmae*, но экземпляры, относящиеся к этим таксонам, не изображают. Нельзя не отметить, что частая смена определений одних и тех же кадоцератин неслучайна и свидетельствует о том, что они весьма своеобразны, а их морфология не вполне соответствует вышеперечисленным видам.

Экземпляры из середины слоя были изображены один раз (Князев и др, 2010, табл. I, фиг. 1-3) и определены как *C. frearsi*.

Изучение выборки макроконховых кадоцератин из слоя 44 статистическими методами позволило выявить их существенные отличия как от более молодых *C. anabarensis* из разрезов Анабарского залива, так и, в еще большей степени, от выборки *C. frearsi* типовой местности (Центральная Россия). На этом основании большинство экземпляров из слоя 44 отнесены к новому виду *C. (Paracadoceras) pseudofrearsi* sp. nov. (см. описание). Этот вид представлен двумя хроноподвидами: ранним *C. pseudofrearsi pseudofrearsi* - в подошве слоя, и поздним *C. pseudofrearsi latum* - в середине. Соответственно, в слое 44 можно различать последовательность из двух, несколько различающихся, комплексов кадоцератин. Только в нижнем комплексе отмечается единственный экземпляр, близкий к виду *Cadoceras apertum* Call. et Birk. Таким образом, в слое можно наметить два биогоризонта с макроконховыми кадоцератины (микроконховые

таксоны опускаются): нижний *C. pseudofrearsi pseudofrearsi*, в котором присутствует подвид-индекс и *C. cf. apertum*, и верхний *C. pseudofrearsi latum*, представленный только подвидом-индексом.

Слой 45. Алевролиты мощностью 2,2 м. В подошве залегает горизонт с линзами аммонитовых ракушнякав и карбонатных конкреций, который первоначально указывался как единственный (Меледина, 1977; 1994). В поздних работах отмечается еще один горизонт конкреций в середине слоя (Князев и др, 2010). В разных публикациях приводятся различные определения макроконховых кадоцератин, найденных в подошве: *Cadoceras emelianzevi* Voronetz, *C. aff. bathomphalum* Imlay (Меледина, 1977; 1994); *C. elatmae* (Nik.) (Князев и др., 2010). Соответственно, данный слой относится разными авторами к разным зонам нижнего келловоя: к зоне *Emelianzevi* - в работах Мелединой, и к зоне *Elatmae* в статье Князева с соавторами.

Из конкреций в средней части слоя сибирскими специалистами (*ibid.*) отмечается находка *Cadoceras tschernyshewi* Sok., что позволило верхнюю половину слоя отнести к самостоятельной зоне *Tschernyshewi*.

В новейшей статье тех же авторов (Алифинов, Князев, 2020) этот слой получает новую палеонтологическую и стратиграфическую характеристику. В нижней части слоя, помимо ранее указанных видов кадоцератин, отмечена находка *Rondiceras milashevici* (Nik.) - более молодого вида (из верхов нижнего - низов среднего келловоя Европейской России), чем ранее найденные, несомненно, раннекелловейского возраста. Это дает основание полагать, что слой является конденсированным, поэтому распространение аммонитов в нем следует считать нарушенным и проводить зональное деление внутри него не имеет смысла. Авторы статьи сопоставляют его возраст с шестью нижне-среднекелловейскими зонами (*Tschernyshewi*, *Tolype*, *Sublaeve*, *Durum*, *Milashevici-Articoides*, *Stenoloboide*), хотя истинный возраст слоя должен определяться по самой молодой находке, в данном случае *R. milashevici* (о чем также упоминается в тексте статьи).

Таким образом, все аммониты в данном слое, скорее всего, являются сконденсированными. Тем не менее, анализ аммонитовых ассоциаций из различных частей слоя имеет интерес для реконструкции выпавших стратиграфических интервалов. Изучение кадоцератин из аммонитового ракушняка подошвы слоя показало следующее: наибольшую долю выборки составляют незрелые, на раннекадиконической подстадии морфогенеза, *Cadoceras (Paracadoceras)*, которые были определены В.Г. Князевым как *C. elatmae*. Это определение присутствует как в каталоге коллекций, так и в статье (Князев и

др., 2010), но в новейших публикациях отсутствует. Ознакомление с экземплярами этих кадоцератин привело к заключению, что они на средних оборотах, действительно, не отличаются от *C. elatmae* типовой местности и, одновременно, имеют специфические черты, отличающие их от типично северо-сибирских кадоцератин подрода *Cadoceras* (*Paracadoceras*) из той же зоны (*Anabarensis*, в данной работе). Поэтому, несмотря на мое скептическое отношение к нахождению настоящих *C. elatmae* в Сибири (см. выше), следует признать, что в именно в данном слое этот вид может быть определен. Поскольку окончательно это может быть подтверждено находками конечных жилых камер (которых на настоящий момент не найдено), в данной работе они определяются как *C. cf. elatmae*. На основании этого можно предварительно выделять биогоризонт *cf. elatmae* или *elatmae* в сибирских разрезах, следы которого пока найдены в конденсированном слое.

Слой 46-47. Аргиллиты с горизонтами и конкрециями известняков мощностью от 23,3 м (Алифилов, Князев, 2020) до 30 м (Меледина, 1977) или 31,5 м (Меледина, 1994). Границы между слоями в некоторой степени условные, проведены по прослоям известняков. Аммониты отмечаются в подошве слоя 46 и в слое 47 и представлены видами зоны *Nikitini* (= *Keyselingi*) сибирской шкалы (по Алифилов, Князев, 2020): *Longaeviceras nikitini* (Sok.), *Dolganites* sp., *Pseudolongaeviceras raricostatum* (Repin), *Ps. bodylevskyi* (Meledina), *Platylongoceras holtedahli* (Salfeld et Frebold), *Percacosticeras novosemelicum* (Bodyl.). Данный комплекс очень близок к аммонитам биогоризонта *nikitini* бассейна р. Адзъва, поэтому они, без сомнения, являются эквивалентными. Выраженная смена аммонитов в данной толще не наблюдается, поэтому на имеющемся материале трудно выделять более чем один аммонитовый комплекс. Присутствие в кровле слоя 47 (в горизонте 47б, по [Меледина, 1994]) комплекса аммонитов зоны *Subordinarium* не подтверждается другими специалистами (Алифилов, Князев, 2020). Несмотря на это, в схеме строения разреза последней публикации (*ibid.*, рис. 2) эта зона еще присутствует.

#### *Западный берег, обн. 4, 4а*

Этот крайне важный в палеонтологическом и стратиграфическом значении разрез был обстоятельно изучен В.Г. Князевым (Князев и др, 2009б; 2010), который выявил последовательность из трех аммонитовых комплексов нижнего келловоя (слои 3 и 4) и предложил новый вариант его зонального расчленения (рис. 2.4.2).

Слой 3. Алевролиты мощностью около 2 м, в основании расположен конкреционный горизонт, содержащий разнообразно и обильно представленные кадоцератины. Вероятно, из этого горизонта происходят типовые серии видов, выделенных

В.И. Бодылевским (1960) - *Cadoceras anabarense*, и Н.С. Воронец (1962) - *C. falsum* Voronetz и *C. subtenuicostatum* Voronetz. Сибирские специалисты определяют здесь *C. elatmae* (Nik.), *C. falsum* Voronetz, *C. subtenuicostatum* Voronetz, *Costacadoceras mundum* (Sasonov), *Cos. insolitum* (Meledina). Данный слой ими отнесен к зоне и подзоне Elatmae.

Изучение кадоцератин из этого слоя в различных коллекциях, в первую очередь 162 экземпляров из колл. № 177 (ИГАБМ СО РАН, Якутск), позволило их сравнить со среднерусскими видами из зоны Elatmae. По нашим данным, из макроконховых кадоцератин 44% выборки принадлежит виду *C. anabarense*, представленному тремя морфами - *C. anabarense* morpha *anabarense* (17%) (табл. 19, фиг. 1), *C. anabarense* morpha *subtenuicostatum* (20%) (табл. 18, фиг. 2) и *C. anabarense* morpha cf. *elatmae* (7 %) (см. описание вида). Остальные 56% выборки составляет вид *C. falsum*, который также представлен морфами - *C. falsum* morpha *falsum* (табл. 19, фиг. 4-6; табл. 20, фиг. 1) и *C. falsum* morpha cf. *elatmae* (см. описание вида). Настоящих *C. elatmae* среди данных кадоцератин не обнаружено, за исключением морф, обладающих поверхностным сходством с данным видом. В данном комплексе наибольшую долю составляет вид *C. falsum*, присутствующий также и в Европейской России, что позволяет установить в слое 3 биогоризонт *falsum*, первоначально выделенный в среднерусской инфразональной последовательности зоны Elatmae (Митта, 2000).

Слой 4, мощностью 1 м, содержит два конкреционных горизонта - в подошве и кровле. Из нижнего горизонта указываются аммониты *Cadoceras tschernyschewi* Sok. (Князев и др, 2009а, табл. III, фиг. 2; Князев и др, 2010, табл. III, фиг. 1, 2) и *C. stupachenkoi* Mitta. (не изображен), на основании чего слой был отнесен к зоне Tschernyschewi, сопоставляемой с зоной Subpatruus Европейской России.

Ознакомление с экземплярами кадоцератин из нижнего конкреционного горизонта показало, что все они несут выраженные отличия от среднерусских (топотипических) *C. tschernyschewi*, относимых в данной работе к роду *Cadochamoussetia* Mitta. В данной работе они относятся к новому виду *Cadoceras kniazevi* sp. nov. Этот вид в полной мере характеризует самостоятельный стратиграфический уровень в ранге биогоризонта.

В верхнем горизонте конкреций (в кровле слоя) найдены характерные кадоцератины, определяемые в литературе как *C. tolype* Buckman (Князев и др, 2009б, табл. III, фиг. 1, табл. IV, фиг. 1; Князев и др, 2010, табл. IV, фиг. 1, 2) и *C. emelianzevi* Voronetz (Князев и др, 2010, табл. V, фиг. 1-3), на основании чего в кровле слоя выделяется новая зона Tolype. Определения кадоцератин (в особенности второго вида) не вызывают серьезных возражений, поэтому их обсуждение здесь сводится к минимуму. Но отметим,

что в качестве *C. tolype* сибирские специалисты выбрали экстремально вздутую форму с толстой ректирадиатной скульптурой на средних оборотах, которая никогда не описывалась в литературе как *C. tolype*. Типичные экземпляры из типовой местности (Англия) при том же диаметре, что и незрелый анабарский экземпляр (Князев и др, 2010, табл. IV, фиг. 2) характеризуются изящным морфотипом с килеватым вентером и серповидно-изогнутыми ребрами (Page, 1988, pl. 18, fig. 5). Таким же морфотипом обладают и среднерусские экземпляры того же вида (табл. 40, фиг. 1-6). С другой стороны, Анабарский экземпляр мало отличим от *Cadoceras (Eichwaldiceras) carinatiforme* Kiselev (Киселев, 1999, табл. 1, фиг. 1-5) из среднего келловея Европейской России. Анабарские экземпляры характеризуются нисходящим типом морфогенеза умбилика (рис. 1.6-19), как и все эйхвальдицерасы, что кардинально отличает его от бореально-атлантических *C. tolype*, характеризующихся восходящим морфогенезом. Обсуждаемый экземпляр следует относить к другой группе кадоцератин, а не рассматривать его как вздутую разновидность *C. tolype*.

Другие кадоцератины из верхних конкреций слоя 4 в гораздо большей степени близки к *C. emelianzevi*, хотя на кадиконической стадии почти не отличимы от *C. tolype*. Оба вида отличаются статистически на большей части морфогенеза (см. описание *C. tolype*), что не позволяет их отождествлять на настоящем уровне знаний.

...

На основании распределения кадоцератин в разрезах Анабарского залива может быть выделена следующая последовательность зон и биогоризонтов верхнего бата и келловея:

Таблица 2.4.2. Провизорная последовательность биогоризонтов в верхнем бате и келловее Анабарского залива.

	биогоризонт			берег	обн.	слой	положение
в. келл.	Nikitini	c13	<i>Longaeviceras nikitini</i>	Вост.	109	46-47	большая часть
нижний келловей	Emelianzevi	c6	<i>Cadoceras emelianzevi</i>	Зап.	4, 4а	4	кровля
	Anabarensis	c5	<i>Cadoceras kniazevi</i>	Зап.	4, 4а	4	подошва
		c4	<i>Cadoceras cf. elatmae</i>	Вост.	109	45	подошва
		c3	<i>Cadoceras falsum</i>	Зап.	4, 4а	3	подошва
		c2	<i>Cadoceras pseudofrearsi latum</i>	Вост.	109	44	середина
		c1	<i>Cad. pseudofrearsi pseudofrearsi</i>	Вост.	109	44	подошва
	верхний бат	Calyx	b7	<i>Cadoceras calyx calyx</i>	Вост.	109	43
b6			<i>Cadoceras calyx involutum</i>	Вост.	109	43	подошва
Variabile		b5	<i>Cadoceras lenaense</i>	Вост.	109	42	кровля
		b4	<i>Cadoceras variabile</i>	Вост.	109	42	подошва

## о. Большой Бегичев



Разрез, построенный по серии обнажений на берегу острова и р. Иннокентьевка, имеет важное значение как опорный разрез келловей Северной Сибири, стратотип впервые выделенных здесь зон региональной шкалы и одной из версий бореального стандарта (Никитенко и др, 2013). Полная последовательность аммонитов келловей хорошо изучена в двух наиболее показательных обнажениях (503 и 3) (Меледина, 1977, 1994; Князев и др, 2010; 2020; Никитенко и др, 2013; Алифинов и др., 2017). Разрез в обн. 503 представлен чередованием пятнадцати глинисто-алевритовых слоев с горизонтами конкреций, к которым, как правило, приурочены находки аммонитов (кардиоцератиды). В первых работах (Меледина, 1977) разрез разделялся на 6 зон и слоев с фауной, а в последних (Никитенко и др, 2013; Алифинов и др., 2017) - на 9-10 зон и подзон (**таб. 2.4.3.**):

В новых схемах зонального расчленения происходят следующие изменения:

1) нижний келловей детализируется в 3 раза за счет появления четырех новых зон и двух подзон, при этом его кровля поднимается на один слой выше.

2) Кардинально изменяется положение среднего келловей, который передвигается в более верхние слои, расширяется его объем и меняется номенклатура зон. Положение двух новых зон стабилизируется к последней работе, однако, их номенклатура до сих пор неустойчива. Для нижней зоны предлагаются во всех статьях новые виды-индексы, из которых чаще всего используется *R. milashevici*. Характерно, что зона *Milashevici*, выделенная в сибирской зональной шкале В.Н. Саксом (Sachs, 1962), долгое время не применялась в зональном расчленении и схемах корреляции сибирских разрезов, и только в последних работах ее название используется для обозначения нижней зоны среднего келловей. Также, эта зона расположена выше, в слое 7, чем в изначальном варианте С.В. Мелединой - в слое 6, где *R. milashevici* отмечался в ранних публикациях (Меледина, 1977). В настоящее время считается (Князев и др, 2020), что экземпляры этого вида, упомянутые в описании слоя 6, на самом деле происходят из слоя 7.

**Таблица 2.4.3.** История зонального расчленения опорного разреза келловейского яруса о. Большой Бегичев (р. Иннокентьевка, обн. 503). Нижний келловей выделен зеленой заливкой, средний - желтой, верхний - розовой.

№ слоя	Меледина, 1977	Князев и др., 2010; 2011a	Никитенко и др, 2013	Князев и др., 2015	Алифинов и др., 2017	Князев и др., 2020				
15			<i>E. subordinarium</i>							
14		<i>L. keyserlingi</i>	<i>L. keyserlingi</i>	не рассматривались	<i>L. keyserlingi</i>	<i>L. keyserlingi</i>				
13									?	не рассматривались
12										
11										
10	<i>L. keyserlingi</i>									
9										
8			<i>R. (?) stenolobum</i>	<i>R. stenolobum</i>	<i>S. stenoloboide</i>	<i>R. nikolaevi</i> ,				

						S. stenoloboide	
7		Слои с <i>Rondiceras</i> sp. ind. <sup>1</sup>	слои с <i>Cadoceras wosnessenskii</i> и <i>C. postelatmae</i>	<i>R. milashevici</i>	<i>R. milashevici</i>	<i>R. milashevici</i> , <i>Pr. arcticoides</i>	
6	слои с <i>R. milashevici</i> и <i>Erymnoceras</i> sp.	слои с <i>R. milashevici</i> и <i>C. ex gr. durum</i>	<i>C. durum</i>	слои с <i>C. durum</i>	<i>C. durum</i>	<i>C. durum</i>	
5	<i>C. emelianzevi</i>	Слои с <i>C. cf. sublaeve</i>	<i>C. sublaeve</i>	сл. с <i>C. cf. sublaeve</i>	<i>C. sublaeve</i>	не рассматривались	
		<i>C. tolype</i>	<i>C. tolype</i>		<i>C. tolype</i>		
4	<i>C. elatmae</i>	<i>C. tschernyschewi</i>	<i>C. tschernyschewi</i>	не рассматривались	<i>Cad. tschernyschewi</i>		
3		<i>C. elatmae</i>	<i>C. elatmae</i>		<i>P. elatmae</i>		
2		<i>C. elatmae</i>	<i>C. frearsi</i>		<i>C. elatmae</i>		<i>P. frearsi</i>
1		<i>C. calyx</i>	<i>C. frearsi</i>		<i>C. frearsi</i>		<i>P. frearsi</i>
		<i>C. calyx</i>	?в. бат - н. келловой		?бат - келловой		

<sup>1</sup> - в Князев и др., 2011а: слои с *Longaeviceras? stenolobum*, *Stenocadoceras ex gr. multicostatum* и слои с *Cadoceras wosnessenskii*

Верхняя зона среднего келловея в новых работах выделяется в слое 8, который раньше относился к нижней части или к подошве верхнего келловея. Ее положение и объем в разрезе уже не вызывает сомнений, однако, номенклатура так же неустойчива, как и в нижерасположенной зоне. Изменения названия зоны во всех статьях вызваны переосмыслением и переопределением авторами ранее собранных ключевых аммонитов или появлением новых находок, как в самом обн. 503, так и в других разрезах (например, Оленекской протоке [Князев и др, 2011в]). Это свидетельствует о том, что аммониты (без сомнения, среднекелловейские) из слоев 7 и 8 достаточно специфичны и трудны для определения и сравнения их со среднерусскими аналогами. Поэтому в последних статьях сибирских специалистов прослеживается тенденция сравнивать кардиоцератид верхней зоны не со среднерусскими таксонами, например, "*Rondiceras*" *stenolobum* (Keys.), а сугубо арктическими - северо-сибирскими "*Rondiceras*" *nikolaevi* (Bodylevsky) и с *Stenocadoceras stenoloboide* (Imlay) Южной Аляски.

3) верхний келловей в новых работах изменяется и сокращается в объеме как в подошве, так и в кровле. В результате в разрезе надежно определяется только одна зона верхнего келловея - *Longaeviceras keyserlingi* (которая меняет название на *Longaeviceras nikitini* в другой статье тех же авторов - Алифинов, Князев, 2020). Изменения в нижней части связаны с выделением зон среднего келловея (см. выше), в верхней части - с трудностью выделения зоны *Subordinarium*, которая до сих пор занимает устойчивое положение в кровле келловея зональной шкалы Северной Сибири (рис. 2.4.1.). Сомнения в выделении этой зоны возникли не только в обн. 503, но и даже в обн. 3 (слои 1 и 2) - стратотипе этой зоны, поскольку комплекс кардиоцератид из слоев этого обнажения признается уже в большей степени среднекелловейским, чем верхнекелловейским (Князев и др, 2020).

История построения зональной шкалы данного района демонстрирует высокую неустойчивость номенклатуры некоторых зон, в особенности среднего келловея. В особенности это характерно для нижней зоны среднего подъяруса, которая несколько раз, с повторами, меняла свои названия: слои с *Rondiceras* sp. ind. (Князев и др, 2010) - слои с *Cadoceras wosnessenskii* и *C. postelatmae* (Никитенко и др, 2013) - *R. milashevici* (Князев и др, 2015; Алифиров и др., 2017) - *Cadoceras wosnessenskii* (Алифиров, Бейзель, 2017) - *R. milashevici*, *Pr. arcticoides* (Князев и др, 2020). Нестабильность зонального деления в разрезах о. Большой Бегичев неслучайна и вызвана трудностью в диагностике большинства кардиоцератид (даже на родовом уровне), что обусловлено различными причинами, как морфологической спецификой аммонитов, так и редкой их встречаемостью. Поэтому ниже рассмотрим проблемы идентификации кардиоцератид из каждого слоя разреза.

Обн. 503, слои 2 и 3. Глины, мощностью 5,4 м (слой 2) и 2,1 м (слой 3), с выраженными горизонтом конкреций в основании слоя 2. Также конкреции встречены в подошве и кровле слоя 3. В слое 2 аммониты отмечаются только в конкреционном горизонте. Они определены как *Cadoceras* (или *Paracadoceras*) *frearsi* (Orb.) (Князев и др, 2010; Алифиров и др., 2017) и никогда не изображались в публикациях, поэтому ознакомиться с ними можно только в коллекции (ГМ ИГАБМ СО РАН, колл. № 177). Изучение 7 экземпляров этих кадоцератин показало, что они значительно отличаются от *C. frearsi* типовой местности и относятся к новому виду *C. pseudofrearsi* sp. nov. (см. описание и **рис. 1.7.6**). Из двух хроноподвидов они наиболее близки раннему *C. pseudofrearsi pseudofrearsi*, который также встречается в подошве слоя 44 разреза западного берега Анабарского залива (**рис. 1.7.8**). Следовательно, в основании слоя 2 можно устанавливать впервые выделяемый здесь биогоризонт *pseudofrearsi pseudofrearsi*. Этот биогоризонт в целом относится к подзоне *Frearsi*, которая выделяется в слое 2.

В подошве слоя 3 также указывается на присутствие *C. frearsi* (Алифиров и др., 2017, рис.). К сожалению, в коллекции № 177 (в 2010 г.) я не нашел экземпляров каких-либо аммонитов из слоя 3, поэтому судить о таксономической принадлежности упомянутых кадоцератин не могу. Вероятно, они были найдены сибирскими специалистами позднее 2010 г. В публикациях ими также указаны аммониты из кровли слоя 3 - *C. elatmae* и *C. falsum*, на основании чего здесь установлена подзона *Elatmae*. Как показано при обсуждении кадоцератин разрезов Анабарского залива (см. выше), эти виды являются диахронными и не встречаются в одном и том же биогоризонте (что подтверждается и данными из Европейской России). Поэтому, без ознакомления с выборкой экземпляров из этого слоя об их видовой таксономической принадлежности судить сложно. Однако,

учитывая широкое понимание вида *C. elatmae* сибирскими коллегами, можно предположить, что форма, обозначенная названием этого вида, должна относиться к *C. anabarensis* (см. раздел "сравнение" в его описании). Поэтому, вероятнее всего в кровле слоя 3 может быть установлен биогоризонт *falsum*. Соответственно, слои 2 и 3 должны быть отнесены к зоне *Anabarensis* в нашем понимании.

Обн. 503, слой 5. Глины, мощностью 3,7 м с тремя горизонтами карбонатных конкреций - в подошве (наиболее выраженный), в средней части и в кровле. В нижнем горизонте отмечены находки *Cadoceras tolype* Buckm. и *C. emelianzevi* Voronetz (Алифиров и др., 2017, рис.), неизображенные. В коллекции № 177 был найден только один экземпляр (177\641), в равной мере соответствующий обоим видам, которые, как указывалось выше, очень близки или идентичны. Поэтому установление сибирскими специалистами зоны *Tolype* или *Emelianzevi* в данном интервале справедливо.

Из средней части слоя (1,5 м выше подошвы) описан комплекс кадоцератин с преобладанием вида *C. sublaeve* (Sow.) (Князев и др, 2009, табл. IV, фиг. 2; Князев и др, 2015, табл. I, фиг. 1-3). Несмотря на то, что данный вид из типовой местности до сих пор не описан должным образом, сравнение морфогенетически рановозрастных экземпляров из английских разрезов, включая номенклатурные типы (табл. 27, фиг. 1-2), с экземплярами из средней части слоя 5 показывает их тождество или даже идентичность. Поэтому, выделение в этом слое зоны *Sublaeve* не вызывает возражений.

Обн. 503, слой 6. Глины, мощностью 1-1,5 м с конкрециями, образующими горизонт в подошве (Меледина, 1977) или кровле (Князев и др., 2010). В публикациях указаны находки следующих аммонитов, которые затем неоднократно переопределялись (таб. 2.4.4):

**Таблица 2.4.4.** Определения аммонитов из слоя 6 из опорного разреза келловейского яруса о. Большой Бегичев (р. Иннокентьевка, обн. 503) в различных публикациях.

Меледина, 1977		Князев и др., 2010; 2011б		Князев и др., 2015; 2020	
вид	слой	вид	слой	вид	слой
<i>Rondiceras milashevici</i> (Nik.)	6	<i>R. milashevici</i> (Nik.)	6	<i>R. milashevici</i> (Nik.)	7
<i>Rondiceras cf. milashevici</i> (Nik.)	6	<i>R. milashevici</i> (Nik.)	6	<i>R. milashevici</i> (Nik.)	7
<i>Erymnoceras</i> (? <i>Rollierites</i> ) sp.	6	<i>C. ex gr. durum</i> (Buckm.)	6	<i>C. durum</i> (Buckm.)	6
		<i>Stenocadoceras ex gr. multicoatum</i> (Imlay)	6	не упоминается	

В разных работах, упомянутых в табл. 2.4.4, состав аммонитового комплекса слоя 6 постоянно менялся. Ключевые изменения связаны с переопределением экземпляров *Erymnoceras* (?*Rollierites*) sp. как *C. durum* Buckm., вследствие чего были устранены

противоречия как стратиграфического, так и таксономического плана. Также был уточнен возраст слоя 6 и проведена корреляция выделяемой здесь зоны *Durum* с зоной *Calloviense* Англии.

Наряду с прогрессом в диагностике одного вида, существует несколько неясных моментов, касающихся общего разнообразия аммонитов из слоя 6. В последних статьях сибирских специалистов констатируется, что указание в работе С.В. Мелединой (1977) на присутствие в слое *R. milashevici* является ошибочным, поскольку на самом деле все найденные экземпляры (Меледина, 1977, табл. 28, фиг. 3; Князев и др., 2015, табл. 3, фиг. 3, 4; Князев и др., 2020, табл. I, фиг. 3) происходят из слоя 7. Это утверждение находится в противоречии с утверждением в более ранней статье (Князев и др., 2010, с. 53), что нахождение данного вида в слое 6 было подтверждено новыми исследованиями: "В.Г. Князев подтвердил присутствие в отмеченном интервале *Rondiceras milashevici* (Nik.) и впервые установил *Cadoceras* ex gr. *durum* Buck., которые ранее по внутренним груборебристым оборотам были отнесены к *Erymnoceras* (?*Rollierites*) sp.". На рис. 2 той же статьи показано нахождение *R. milashevici* в горизонте конкреций, расположенном в кровле слоя 6. По всей видимости, более раннее утверждение следует считать ошибочным в соответствии с выводами новейших статей, тем не менее, вопрос присутствия *R. milashevici* в слое 6 требует дополнительной проверки полевыми наблюдениями.

Также непонятно указание на присутствие в данном слое *Stenocadoceras* ex gr. *multicostatum* (Imlay). Единственный изображенный экземпляр этого вида (Князев и др., 2011, табл., фиг. 2) авторы статьи привязывают к слою 6 и "слоям с *L.? stenolobum*, *St.* ex gr. *multicostatum*". Между тем, в той же статье этот слой соответствует биостратону "слои с *C.* ex gr. *durum* и *Rondiceras milashevici*". Вероятно, привязка к слою 6 является ошибочной и обсуждаемый экземпляр должен происходить из более высоких слоев (слой 8?).

Главный стратиграфический результат в изучении аммонитов слоя 6 - выделение зоны *Durum*. Тем не менее, ее обоснование и номенклатуру нельзя считать завершенными. С одной стороны, этому препятствует наличие неясностей в составе видового комплекса аммонитов в данном слое, а с другой - проблема вида-индекса выделенной зоны. Отметим следующее:

1) типовая серия вида *Cadoceras durum* (Buckman) (*Catacephalites durus* Buckman, 1922, pl. CCLXXXIII) представлена только голотипом - экземпляром неудовлетворительной сохранности (табл. 29, фиг. 6), по которому невозможно определить видовые (и даже родовые) признаки (т.е. относится к категории *nomen dubium*).

2) Новое "прочтение" вида из типовой местности (Англия) получило в работах К.Н. Пэйджа, в которых изображены кадоцератины из середины подзоны *Enodatum* (биогоризонт *enodatum* β). В первой работе приводятся изображения трех макроконхов и двух микроконхов под названием *C. durum* (Page, 1988, pl. 19, fig. 7-11), при этом к данному виду ошибочно отнесен совершенно гладкий экземпляр под номером 8, который, без сомнения, относится к виду *Cadoceras (Rondiceras) milashevici* (Nik.) (вероятно, ранний хроноподвид *C. (R.) milashevici khudyaevi* Kiselev). На кадиконической стадии, где видна скульптура, показан только один экземпляр (номер 9). Именно этот экземпляр и является единственным топотипом (табл. 29, фиг. 5), с которым можно проводить какие-либо сравнения подобных кадоцератин, включая голотип вида. При диагностике кадоцератин из слоя 6 обн. 503, определяемых как *C. durum* (табл. 29, фиг. 4), сибирские специалисты могли опираться только на изображение этого экземпляра. Насколько он соответствует голотипу - непонятно.

В другой работе Пэйджа под названием *Cadoceras durum* изображены микроконхи (Page, 1991, taf. 17, fig. 1,2) и гладкая терминальная раковина (ibid., taf. 17, fig. 3,4), поэтому для определения макроконховых экземпляров на ребристой стадии опубликованные фигуры не годятся. Таким образом, вид-индекс сибирской зоны более корректно рассматривать под обозначением *Cadoceras durum* (Buckman, 1922) sensu Page, 1988. Следует отметить, что первая работа Пэйджа не опубликована.

3) Экземпляры "*C. durum*" из слоя 6 (Князев и др., 2010, табл. VI, фиг. 1,2) имеют не меньшее (и даже большее) сходство с другим видом из той же группы кадоцератин - *Cadoceras (Cadoceras) bryocostilatum* Kiselev (Киселев, 1999, табл. 1, фиг. 6-8) из среднего келловоя Европейской России (зона Jason) (табл. 29, фиг. 1-3). Следует отметить, что все представители *C. (Cadoceras) ex gr. sublaeve* в интервале зона *Calloviense* - зона Jason (обе в полном объеме) плохо изучены и слабо отличаются друг от друга, а их морфотипы могут быть идентичны в области широких перекрытий ареалов изменчивости. Поэтому до проведения сравнительно морфологических исследований этих видов определения экземпляров из слоя 6 никогда не будут уверенными. В этой связи, вероятность того, что слой 6 относится к низам среднего келловоя достаточно велика.

С учетом вышеизложенного следует признать, что *Cadoceras durum* - очень неудобный вид для обозначения зоны. Такая зона всегда будет номенклатурно неустойчива и выделять ее с таким названием преждевременно. В данной работе это название

сохраняется для обозначения биогоризонта как провизорное и обозначается в открытой номенклатуре.

Биогоризонт ex gr. *durum*, выделяемый в слое 6, занимает базальное положение в зоне *Milaschevici*, которая устанавливается в слоях 6 и 7. Если подтвердится тезис о том, что все ранее привязанные к этому слою находки *C. milashevici* на самом деле происходят из слоя 7, подошва зоны может быть поднята выше, а биогоризонт ex gr. *durum* следует отнести к другой зоне.

Обн. 503, слой 7. Алевролиты, мощностью 5,4 м с горизонтом карбонатных конкреций в подошве. В конкрециях упомянуты находки аммонитов *Rondiceras milashevici* (Nik.) (Князев и др., 2015, табл. III, фиг. 3,4; Князев и др., 2020, табл. I, фиг. 3) и *Protolongaeviceras arcticoides* (Kiselev et Meledina) (Князев и др., 2019, табл., фиг. 1,2; Князев и др., 2020, табл. I, фиг. 1). Все изображенные экземпляры первого вида собраны С.В. Мелединой и первоначально относились к слою 6 (Меледина, 1977), но впоследствии их положение в разрезе переосмыслено (см. выше). Другие находки *R. milashevici* в слое 7 не изображены в публикациях, но их присутствие в слое подтверждалось неоднократно (Князев и др., 2015; Князев и др., 2020).

По комплексу аммонитов в слое выделена зона, название которой постоянно менялось, но в последних работах (Князев и др., 2019; Князев и др., 2020) предложено обозначать ее двойным названием "зона *R. milashevici*, Pr. *arcticoides*" (табл. 2.4.3.). Поскольку в настоящей работе используется прежняя зона *Milaschevici*, которая включает два слоя (6 и 7), в слое 7 выделяется только биогоризонт *arcticoides*. Поскольку в Европейской России *Cadoceras (Protolongaeviceras) arcticoides* известен только в зоне Jason (по всему интервалу) и отсутствует в подзоне *Enodatum*, то в подошве биогоризонта *arcticoides* можно наиболее обосновано фиксировать подошву среднего келловея. Ее положение в основании слоя 7 наиболее вероятно по имеющимся данным, но с учетом таксономических проблем идентификации кадоцератин слоя 6 (см. выше), оно может измениться после дальнейших исследований.

Обн. 503, слой 8. Алевролиты мощностью 3,9 м (Князев и др., 2010) или 5,6 м (Никитенко и др., 2013) с карбонатным прослоем в подошве и рассеянными конкрециями выше. В подошве и в середине слоя (2,5 м ниже кровли) встречены аммониты, относящиеся в литературе к двум или трем видам. В средней части слоя найден экземпляр, который в разных статьях относился к различным видам и даже родам: *Longaeviceras stenolobum* (Keyserling emend. Kiselev, 2006) (Князев и др., 2015, табл. III, фиг. 1,2) и *Stenocadoceras stenoloboide* (Imlay, 1953) (Князев и др., 2020, табл. II, фиг. 1). В настоящей работе

используется его определение, близкое к первому варианту сибирских авторов: *Longaeviceras stenolobum* (Keys.) emend. (Nik.). Рассматриваемый экземпляр почти не отличается от разновидностей этого вида с разреженной скульптурой, которые нередко встречаются в типовой местности (с. Вотча, р. Сысола) (табл. 47, фиг. 1), и, в то же время, имеет кардинальное отличие от *Stenocadoceras* на последнем обороте: низкое поперечное сечение оборота с острым приумбиликальным перегибом и воронковидной умбиликальной воронкой. Такие признаки совершенно не характерны для рода *Stenocadoceras*, но родоспецифины для *Longaeviceras* на взрослых оборотах.

К новейшим находкам относится выборка экземпляров, определенных сибирскими специалистами как *Rondiceras nikolaevi* (Bodylevsky, 1960) (Князев и др., 2020, табл. II, фиг. 2-4). Из изображенных экземпляров самый крупный (фиг. 4) вполне соответствует номенклатурным типам вида (Бодылевский, 1960, табл. IX, фиг. 1,2) и выборке того же вида (в определении Мелединой, 1977) из обн. 3, слоя 2 р. Иннокентьевка (Меледина, 1977, табл. 23, фиг. 2; табл. 38, фиг. 2; табл. 40, фиг. 2; табл. 41, фиг. 3).

С учетом новых данных В.Г. Князев и соавторы (2020) в слое 8 подтверждают выделение верхней зоны среднего келловея, но дают ей новое двойное название - *R. nikolaevi*, *S. stenoloboide* (табл. 2.4.3.), которую справедливо коррелируют с зоной *Coronatum* Европейской России. Выделение этой зоны вполне обосновано, однако, ее название представляется неудачным. С одной стороны, двойное название неудобно и избыточно в использовании, а с другой, один из видов-индексов - *S. stenoloboide*, по нашему мнению, должен определяться иначе (*L. stenolobum*). В этой связи логично заменить название зоны на *Stenolobum*, как это было предложено теми же авторами в предыдущих работах (Никитенко и др, 2013; Князев и др., 2015). Также, в том же интервале устанавливается биогоризонт *stenolobum*, ранее выделенный в разрезах Е. России.

Обн. 3, слои 1-3. Разрез обн. 3 на р. Иннокентьевка хорошо известен как опорный разрез зоны *Subordinarium* - самой верхней зоны келловея в Северной Сибири. Аммониты этой зоны собраны, в основном, в горизонте карбонатных конкреций, располагающихся в толще алевролитов в 6 м выше подошвы. Нумерация слоя, в котором встречаются эти аммониты, в разных работах приводится разная: 2 или 3а (Меледина, 1977) или 3 (Князев и др., 2020). Среди аммонитов С.В. Мелединой (1977) определены и изображены экземпляры более десяти видов. Их переопределение (таб. 2.4.5) незначительно уточняет изначальные определения, и в обоих случаях видно, что в комплексе преобладают среднекелловейские виды *Cadoceras nikolaevi* Bodylevsky и *Longaeviceras stenolobum* (Keys.), которые в разрезе 503 характеризуют зону *Stenolobum*.



**Табл. 2.4.5.** Определения экземпляров кардиоцератид из обн. 3 на р. Иннокентьевка (слой 2), изображенные в монографии С.В. Мелединой (1977).

определение С.В. Мелединой (1977)		определение, принятое в данной работе
<i>Eboraciceras nikolaevi</i> (Bodylevsky)	табл. 23, фиг. 2	<i>Cadoceras nikolaevi</i> Bodylevsky
<i>Eboraciceras nikolaevi</i> (Bodylevsky)	табл. 38, фиг. 2	<i>Cadoceras nikolaevi</i> Bodylevsky
<i>Eboraciceras nikolaevi</i> (Bodylevsky)	табл. 40, фиг. 2	<i>Cadoceras nikolaevi</i> Bodylevsky
<i>Eboraciceras nikolaevi</i> (Bodylevsky)	табл. 41, фиг. 3	<i>Cadoceras nikolaevi</i> Bodylevsky
<i>Eboraciceras taimyrense</i> Meledina	табл. 33, фиг. 2	<i>Cadoceras taimyrense</i> (Meledina)
<i>Eboraciceras taimyrense</i> Meledina	табл. 34, фиг. 1	<i>Cadoceras taimyrense</i> (Meledina)
<i>Eboraciceras taimyrense</i> Meledina	табл. 35, фиг. 1	<i>Cadoceras taimyrense</i> (Meledina)
<i>Eboraciceras taimyrense</i> Meledina	табл. 42, фиг. 1	<i>Cadoceras taimyrense</i> (Meledina)
<i>Eboraciceras taimyrense</i> Meledina	табл. 45, фиг. 2	<i>Cadoceras taimyrense</i> (Meledina)
<i>Eboraciceras</i> aff. <i>taimyrense</i> Meled.	табл. 42, фиг. 2; табл. 45, фиг. 3	<i>Cadoceras</i> cf./aff. <i>taimyrense</i> (Meledina)
<i>Eboraciceras</i> aff. <i>grande</i> (Douv.).	табл. 34, фиг. 2; табл. 35, фиг. 3	<i>Cadoceras</i> cf./aff. <i>taimyrense</i> (Meledina)
<i>Eboraciceras</i> aff. <i>carinatum</i> (Eichw.)	табл. 14, фиг. 2	<i>Cadoceras</i> cf./aff. <i>taimyrense</i> (Meledina) juv.
<i>Eboraciceras mologae</i> (Nik.)	табл. 23, фиг. 3;	<i>Cadoceras</i> cf./aff. <i>taimyrense</i> morpha cf. <i>proniense</i> Sasonov
<i>Eboraciceras mologae</i> (Nik.)	табл. 44, фиг. 2; табл. 45, фиг. 4; табл. 47, фиг. 2	<i>Cadoceras taimyrense</i> morpha cf. <i>proniense</i> Sasonov
<i>Eboraciceras subordinarium</i> Buckm.	табл. 43, фиг. 1	? <i>Dolganites sibiricus</i> Repin
<i>Eboraciceras subordinarium</i> Buckm.	табл. 5, фиг. 2	? <i>Dolganites sibiricus</i> Repin
<i>Eboraciceras stenolobum</i> (Keys.)	табл. 39, фиг. 3	<i>Longaeviceras stenolobum</i> (Keys.)
<i>Eboraciceras stenolobum</i> (Keys.)	табл. 19, фиг. 2,3	<i>Longaeviceras stenolobum</i> (Keys.)
<i>Longaeviceras</i> aff. <i>nikitini</i> (Sok.)	табл. 1, фиг. 3	<i>Longaeviceras stenolobum</i> (Keys.) juv.
<i>Longaeviceras</i> aff. <i>nikitini</i> (Sok.)	табл. 30, фиг. 3	<i>Longaeviceras stenolobum</i> (Keys.) juv.
<i>Longaeviceras filarum</i> Meledina	табл. 21, фиг. 3	<i>Cadoceras nikolaevi</i> morpha <i>filarum</i> (Meledina)
<i>Longaeviceras filarum</i> Meledina	табл. 22, фиг. 2	<i>Cadoceras nikolaevi</i> morpha <i>filarum</i> (Meledina)
<i>Longaeviceras filarum</i> Meledina	табл. 24, фиг. 3	<i>Cadoceras nikolaevi</i> morpha <i>filarum</i> (Meledina)
<i>Quenstedtoceras</i> ( <i>Soaniceras</i> ) <i>angustatum</i> Meledina	табл. 46, фиг. 1	<i>Soaniceras angustatum</i> (Meledina)
	табл. 46, фиг. 4	<i>Soaniceras angustatum</i> (Meledina)
	табл. 46, фиг. 5	<i>Soaniceras angustatum</i> (Meledina)
<i>Quenstedtoceras</i> ( <i>Soaniceras</i> ) <i>cupressum</i> Sasonov	табл. 3, фиг. 2	? <i>Soaniceras</i> sp.
	табл. 3, фиг. 3	? <i>Soaniceras</i> sp.
<i>Vertumniceras woodhamense</i> (Ark.)	табл. 17, фиг. 3	? <i>Soaniceras</i> sp. juv.
<i>Vertumniceras woodhamense</i> (Ark.)	табл. 17, фиг. 4	? <i>Soaniceras</i> sp. juv.
<i>Vertumniceras nikitinianum</i> (Lah.)	табл. 9, фиг. 3	<i>Percacosticeras</i> ex gr. <i>novosemelicum</i> (Bodyl.)
<i>Vertumniceras nikitinianum</i> (Lah.)	табл. 10, фиг. 2	<i>Percacosticeras</i> ex gr. <i>novosemelicum</i> (Bodyl.)
<i>Vertumniceras nikitinianum</i> (Lah.)	табл. 16, фиг. 3	<i>Percacosticeras</i> ex gr. <i>novosemelicum</i> (Bodyl.)

Не исключено, что и все экземпляры *C. taimyrense* (Meled.) являются всего лишь формой изменчивости *C. nikolaevi*, отличия между которыми состоит, по сути, в ширине раковины. Среди них встречаются очень широкие экземпляры, напоминающие *Cadoceras* (*Eichwaldiceras*), которые обозначены здесь как *C. cf./aff. taimyrense* и *C. cf./aff. taimyrense* morpha cf. *proniense*. В последней статье сибирских коллег подобный экземпляр определен видом *Bryocadoceras compta* (Imlay) (Князев и др., 2020, табл. II, фиг. 2). Все эти определения характеризуют средний келловей, поэтому Князевым и др. предлагается упомянутые слои относить к зоне *R. nikolaevi*, *St. stenoloboide*. В этой связи с этим

возникает вопрос о валидности зоны Subordinarium (или Sibiricus), размещавшейся в кровле верхнего келловей сибирской шкалы.

Из среднекелловейских слоев, выходящих в обнажении на о. Бегичев, вероятно происходит образец *Cadoceras*, описанный Бодылевским (1960, табл. V, фиг. 1; табл. VI, фиг. 1; табл. VII, фиг. 1) под названием *C. bjegetschevi* Bodylevsky. Этот экземпляр на средних оборотах совершенно идентичен среднерусским *C. schumarovi* Nik., что дает право предполагать их тождественность. *C. schumarovi* встречается в подзоне Jason среднерусских разрезов. Поэтому, наиболее вероятно, что экземпляр из работы В.А. Бодылевского происходит из интервала, соответствующего слоям 7-8 обн. 503.

Обн. 503, слои 9-13. Алевролиты мощностью 16-17 м, с несколькими уровнями карбонатных стяжений и другими конкреционными горизонтами. Аммониты редки и не изображены в публикациях, существуют только упоминания находок при описании слоев (Меледина, 1977): *Longaeviceras stenolobum* (Sokolov) - слои 9, 10, 12, и *L. filarum* Meledina - слой 12. Первый вид рассматривается здесь, согласно переопределению Бодылевского (1960, стр. 78), под названием *L. lahuseni* (Bodyl.) - вид, широко встречающийся в Европейской России в нижней части зоны Athleta, в биогоризонте *lahuseni* (Киселев, 2005). Соответственно, этот биогоризонт может быть установлен в слоях 9-13 данного разреза. Сибирскими специалистами здесь выделяется зона Keyserlingi (=зона Nikitini в нашем понимании). Таким образом, зона Nikitini в разрезе 503 представлена только нижним биогоризонтом *lahuseni*, а верхний биогоризонт *nikitini* (установленный в Анабарском заливе) здесь отсутствует или еще не найден.

...

На основании распределения кардиоцератид в разрезах келловей острова Большой Бегичев намечена следующая последовательность биогоризонтов:

**Таблица 2.4.6.** Провизорная последовательность биогоризонтов в келловее острова Большой Бегичев.

подъярус	зона	биогоризонт		обн.	слой	положение
верхний келловей	Nikitini	c12	<i>Longaeviceras lahuseni</i>	503	9-13	
нижний келловей	Stenolobum	c10	<i>Longaeviceras stenolobum</i>	503; 3	8	середина
	Milashevici	c9	<i>Protolongaeviceras arcticoides</i>	503	8	подошва
		c8	<i>Cadoceras ex gr. durum</i>	503	6	подошва
нижний келловей	Sublaeve	c7	<i>Cadoceras sublaeve</i>	503	5	середина
	Emelianzevi	c6	<i>Cadoceras cf. tolype</i>	503	5	подошва
	Anabarensense	c3	<i>Cadoceras falsum</i>	503	3	кровля
		c1	<i>Cad. pseudofrearsi pseudofrearsi</i>	503	2	подошва

## Река Чернохребетная (Восточный Таймыр)

Последовательность аммонитов в келловее описана в нескольких обнажениях на р. Чернохребетной (Каплан и др., 1974; Меледина, 1977, 1994), при этом в литературе изображено 15 экземпляров аммонитов из четырех обнажений - 1, 4, 5, 21 (Меледина, 1977; Князев и др., 2011б; Князев и др., 2015). В основном они происходят из среднего келловоя и образуют несколько комплексов. Их количество во многом зависит от таксономических определений кадоцератин.

Обн. 1, слой 1. Алевролиты мощностью до 35 м с несколькими конкреционными горизонтами (а-д). В верхней части (гор. 1г) указаны (в скобках даны переопределения) *Rondiceras taimyrense* (Meledina) (= *Cadoceras taimyrense* (Meledina)), *Eboraciceras* cf. *subordinarium* Buckm. (= ?*Dolganites* cf. *sibiricus* Repin), *Quenstedtoceras* (*Soaniceras*) sp., а также, предположительно, экземпляр *Eboraciceras stenolobum* (Keys.) (= *Longaeviceras stenolobum* (Keys.)), изображен в Меледина, 1977, табл. 43, фиг. 3, табл. 46, фиг. 2). Данный комплекс вполне соответствует верхней среднекелловейской зоне *Stenolobum*, выделенной в обн. 3, слоям 1-3 на р. Иннокентьевка (см. выше).

Обн. 1, слой 2. Алевролиты мощностью около 4 м с горизонтом конкреций в нижней части. Среди аммонитов Мелединой (1977) указаны следующие:

**Табл. 2.4.7.** Определения экземпляров кардиоцератид из обн. 1, слоя 2 на р. Чернохребетная, указанные и изображенные в монографии С.В. Мелединой (1977).

определение С.В. Мелединой (1977)		определение, принятое в данной работе
<i>Quenstedtoceras</i> ( <i>Soaniceras</i> ) <i>angustatum</i> Meledina	не изображены	вероятно, <i>Soaniceras angustatum</i> (Meledina)
<i>Quenstedtoceras</i> ( <i>Soaniceras</i> ) <i>parvulum</i> Meledina	табл. 44, фиг. 3-5	<i>Pseudocadoceras parvulum</i> (Meledina)
<i>Quenstedtoceras</i> ( <i>Soaniceras</i> ) <i>principale</i> (Sasonov)	не изображены	?
<i>Quenstedtoceras</i> ( <i>Quenstedtoceras</i> ) <i>leachi</i> (Sow.)	табл. 9, фиг. 4	<i>Pseudocadoceras</i> sp., aff. <i>chinitnense</i> Imlay
<i>Vertumniceras nikitinianum</i> (Lah.)	табл. 11, фиг. 3	<i>Percacosticeras</i> ex gr. <i>novosemelicum</i> (Bodyl.)
<i>Eboraciceras</i> cf. <i>carinatum</i> (Eichw.)	табл. 14, фиг. 2	<i>Cadoceras</i> cf./aff. <i>taimyrense</i> (Meledina) juv.
<i>Eboraciceras subordinarium</i> Buckm.	не изображен	вероятно, ? <i>Dolganites</i> cf. <i>sibiricus</i> Repin

Этот комплекс мало отличается от слоя 1 того же разреза. Достоверных видов, характерных для верхнего келловоя, здесь, по всей видимости, нет. Поэтому устанавливать в этом слое зону *Subordinarium*, расположенную в кровле верхнего келловоя, нет достаточных оснований. Вероятно, слой 2 относится к верхней части зоны *Stenolobum*.

Обн. 4, слой 1. Алевролиты с конкрециями, не образующими выраженного горизонта. Из аммонитов неоднократно изображался единственный экземпляр под разными названиями: *Rondiceras tschefkini* (Orb.) (Меледина, 1977, табл. 26, фиг. 2; табл. 30, фиг. 1;

табл. 33, фиг. 1); *Rondiceras stenolobum* (Nik.) (Князев и др., 2015, табл. 2, фиг. 1-3). Слой относился Мелединой к среднему келловою со знаком вопроса, а Князевым и др. к зоне *Rondiceras stenolobum*. Морфологически рассматриваемый экземпляр (табл. 30, фиг. 8) практически не отличается от инволютных разновидностей *Cadoceras (Protolongaeviceras) arcticoides* Kiselev et Meledina из зоны Jason типовой местности - окрестностей Рыбинска (табл. 30, фиг. 1-7) и Восточной Гренландии (табл. 31, фиг. 1-4). Сходство с упомянутыми выше келловейскими видами кадоцератин обусловлено параллелизмами (см. описание вида). Поэтому слой 1 данного разреза более вероятно отнести к зоне Milashevici и биогоризонту *arcticoides*.

Обн. 4, слой 2. Алевролиты с конкрециями, в которых найден экземпляр *Stenocadoceras striatum* (Imlay) (Меледина, 1977, табл. 25, фиг. 2; табл. 27, фиг. 1). Его отнесение к роду *Stenocadoceras* не вызывает сомнения, поэтому в слое 2 может быть установлена зона *Stenoloboide*, выделенная в среднем келловее Южной Аляски по нескольким видам этого рода (Imlay, 1975).

Обн. 5, слой 2. Два конкреционных горизонта с 7 видами аммонитов, из которых изображены только три:

**Табл. 2.4.8.** Определения экземпляров кардиоцератид из обн. 5, слоя 2 на р. Чернохребетная, указанные и изображенные в монографии С.В. Мелединой (1977).

определение С.В. Мелединой (1977)		определение, принятое в данной работе
<i>Quenstedtoceras (Soaniceras) angustatum</i> Meledina	не изображены	вероятно, <i>Soaniceras angustatum</i> (Meledina)
<i>Quenstedtoceras (Soaniceras) parvulum</i> Meledina	не изображены	вероятно, <i>Pseudocadoceras parvulum</i> (Meledina)
<i>Quenstedtoceras (Soaniceras) principale</i> (Sasonov)	не изображены	?
<i>Vertumnicerases nikitinianum</i> (Lah.)	не изображены	вероятно, <i>Percacosticeras ex gr. novosemelicum</i> (Bodyl.)
<i>Eboracicerases nikolaevi</i> (Bodylevsky)	не изображены	<i>Cadoceras nikolaevi</i> Bodylevsky
<i>Eboracicerases cf. carinatum</i> (Eichw.)	табл. 14, фиг. 4	<i>Cadoceras cf./aff. taimyrense</i> (Meledina) juv.
<i>Eboracicerases subordinarium</i> Buckm.	табл. 41, фиг. 2; табл. 43, фиг. 2	? <i>Dolganites cf. sibiricus</i> Repin
<i>Stenocadoceras multicostatum</i> (Imlay)	табл. 31, фиг. 1	<i>Stenocadoceras multicostatum</i> (Imlay)

Данный комплекс по присутствию *Stenocadoceras* может быть отнесен к зоне *Stenoloboide*, а по остальным видам (как и в обн. 1, слой 2 и обн. 1, слой 1) - к зоне *Stenolobum*.

Таким образом, средний келловей на р. Чернохребетная может быть установлен по двум аммонитовым комплексам:

**Нижний комплекс (зона Milashevici, биогоризонт arcticoides)** представлен одним видом *Cadoceras (Protolongaeviceras) arcticoides* Kiselev et Meledina. Этот комплекс в полной мере соответствует слою 7 обн. 503 на о. Большой Бегичев.

**Верхний комплекс (зона Stenolobum или зона Stenoloboide) - Longaeviceras stenolobum** (Keys.), *Stenocadoceras multicostratum* (Imlay), ?*Dolganites cf. sibiricus* Repin, *Cadoceras nikolaevi* Bodylevsky, *C. cf./aff. taimyrense* (Meledina), *Soaniceras angustatum* (Meledina), *Pseudocadoceras parvulum* (Meledina), *Ps. sp., aff. chinitnense* Imlay, *Percacosticeras ex gr. novosemelicum* (Bodyl.). Он эквивалентен аммонитам слоя 8 обн. 503 и слоя 2 обн. 3 на о. Большой Бегичев.

### Оленекская протока

В литературе до сих пор отсутствует стратиграфическое описание Оленекской протоки (левый рукав в дельте Лены), несмотря на то, что из этого района известен целый комплекс видов аммонитов, характеризующих средний и верхний келловей, причем многие из них послужили основой для выделения новых видов. Экземпляры этих видов изображены в двух работах (Бодылевский, 1960; Воронеж, 1962). Здесь приводится их полный список (в исходном и современном наименовании):

**Табл. 2.4.9.** Определения экземпляров кардиоцератид из Оленекской протоки, указанные и изображенные в литературе или хранящиеся в монографических коллекциях.

Бодылевский, 1960		определение, принятое в данной работе
1. <i>Cadoceras innocentii</i> Bodylevsky	табл. V, фиг. 2	<i>Cadoceras (Protolongaeviceras) innocentii</i> (Bodyl.)
2. <i>Cadoceras aff. tschefkini</i> (Orb.)	табл. V, фиг. 3	<i>Cadoceras (Protolongaeviceras) cf. arcticoides</i> Kiselev et Meledina
3. <i>Cadoceras stenolobum</i> (Keys.)	табл. VI, фиг. 3	<i>Longaeviceras stenolobum</i> (Keys.) emend. (Nik.)
4. <i>Cadoceras nikolaevi</i> Bodyl.	табл. IX, фиг. 1,2	<i>Cadoceras nikolaevi</i> Bodyl.
5. <i>Cadoceras stenolobum</i> (Keys.) varietas	табл. X, фиг. 1	<i>Longaeviceras stenolobum</i> (Keys.) emend. (Nik.)
6. <i>Cadoceras wosnessenskii</i> (Grew.) varietas	табл. X, фиг. 2	<i>Cadoceras (Protostenocadoceras) wosnessenskii</i> (Grew.) sensu Imlay, 1953
7. <i>Longaeviceras novosemelicum</i> Bodylevsky	табл. X, фиг. 5	<i>Percacosticeras novosemelicum</i> (Bodylevsky)
Воронец, 1962		
8. <i>Cadoceras declinatum</i> Voronetz	табл. XXIV, фиг. 2, табл. XXVII, фиг. 1	<i>Cadoceras (Cadoceras) sublaeve declinatum</i> Voronetz
9. <i>Cadoceras simulans</i> Spath	ЦНИГР Музей 222/327д	<i>Cadoceras (Cadoceras) sublaeve rugosum</i> Spath
10. <i>Cadoceras neglectum</i> Vor. [MS]	ЦНИГР Музей 222/327д	<i>Cadoceras (Cadoceras) cf. sublaeve rugosum</i> Spath

Стратиграфическое положение вышеуказанных экземпляров является неопределенным, т.к. они были найдены в разных экспедициях, результаты которых неопубликованы. Тем не менее возраст большинства из них можно приблизительно установить по их распространению в других разрезах Северной Сибири. О присутствии

среднего келловея в разрезах Оленекской протоки свидетельствуют экземпляры 2-7, которые принадлежат видам, являющимся характерными видами зоны *Stenolobum* (параллельной стандартной зоне *Coronatum*) Восточного Таймыра и о. Большой Бегичев - экземпляры 3,4,5,7, и *Milaschevici* (параллельной зоне *Jason*) – экз. 2 и, возможно, 6. Возраст экз. 8 определен Н.С. Воронец как среднекелловейский (1962, стр. 57), без определенной аргументации, однако в сводной таблице той же работы отмечается совместное нахождение *C. declinatum* с *C. milashevici* и *C. tscheffkini*. Его полевой номер (327) совпадает с экз. 9, 10, что говорит о совместном их нахождении в одном и том же разрезе. Однако, его индекс "е", свидетельствует, что он был найден выше экземпляров 9, 10 с индексом "д". *C. sublaeve rugosum* Spath является индикатором верхней половины подзоны *Calloviense* (подзоны *Micans*) в разрезах Европы (Page, 1988; Thierry и др., 1997). Более высокое положение *C. sublaeve declinatum* позволяет предполагать его или среднекелловейский возраст, или принадлежность к слоям, эквивалентным подзоне *Enodatum*.

Описание разреза Оленекской протоки было найдено в неопубликованной работе Воронец Н.С., Ершовой Е.С. "Аммониты и некоторые двустворчатые моллюски верхней юры и нижнего валанжина Лено-Анабарского района", 1963. В ней приводится сводный послыйный разрез, составленный из ряда выходов, расположенных вдоль средней части Оленекской протоки, между реками Таас-Юрэгэ и Дьяахса-Юрэгэ. Материал был получен экспедицией Яшина Д.С, Клубова Б.А., Сахатова В.В. и Видмин-Лобзина Ю.К. в 1961 и отображен в отчете в 1962 г.

Разрез включает отложения батского, келловейского, оксфордского и волжского ярусов. Здесь приводится только нижняя часть разреза (с изменениями, определения аммонитов Воронец даются в скобках):

1. Песчаники мелкозернистые темно-серого цвета с *Pseudocadoceras* (*Costacadoceras* cf. *bluethgeni* (Rawson) (= *Cadoceras* (*Niigoceras*) subgen. et sp. nov. indet. [MS]). 5 м

2. Алевриты глинистые темно-серого цвета с поверхности бурые, комковатые, с прослоями карбонатных пород. Фауна: *Pholadomya* aff. *foliacea* Agassiz, *Eoinoceramus bulunensis* (Koschelkina). 6 - 6,5 м

3. Песчаники мелкозернистые, темно-серого цвета, с поверхности бурые, неравноплитчатые. 7 - 7,5 м

4. Аргиллиты алевритистые зеленовато-серого цвета, участками ожелезненные, оскольчатые. В нижней половине слоя наблюдаются округлые и овальные известковистые конкреции. 6 м.

5. Алевролиты темно-серые, с поверхности сильно ожелезненные, плотные (обн. 2376). Аммониты: *Cadoceras (Protostenocadoceras) wosnessenskii* (Grew.) sensu Imlay, 1953 (=C. cf. *wosnessenskii* (Grewingk)), *Cadoceras* sp. nov. indet. Voronetz. 5 м

В этом же слое авторы указывают экземпляр *Cadoceras wosnessenskii* (Grew.) varietas из работы В.И. Бодылевского (здесь экз. 6): «В.И. Бодылевский при описании вариетета этого вида, собранного с р. Дьяахса-Юрэге, не дает точного возраста ввиду того, что автору не было известно точное положение слоя, из которого взят аммонит. При просмотре полевого дневника П.И. Глушинского (1941) удалось выяснить, что описанный в работе В.И. Бодылевского *C. wosnessenskii* (Grew.) varietas из темно-серых песчаников стратиграфически лежит ниже контакта этого слоя с железистыми песчаниками, в которых были встречены аммониты: *Cadoceras tschefkini* (Orb.), *C. aff. tschefkini* (Orb.), *C. innocentii* Bodyl., *C. stenolobum* (Keys.), *Longaeviceras nikitini* (Sok.), *L. novosemelicum* Bodyl.».

Из этого же уровня, вероятно, происходят и экземпляры *Cadoceras sublaeve declinatum* Voronetz (= *Cadoceras declinatum*, Воронеж, 1962, табл. 24, фиг. 2; табл. 27, фиг. 1) и *C. sublaeve rugosum* Spath (= *Cadoceras neglectum* Voronetz [MS]) (табл. 34, фиг. 2-3) из монографической коллекции Н.С. Воронеж (это дополнительно подтверждается одинаковой необычной сохранностью аммонитов: ядра состоят из темного (фосфатизированного) кальцита; они разбиты мелкой сетью трещин, но, при этом, сохраняют исходную форму раковины).

5/6. Верхняя часть слоя 5 и основание слоя 6 (обнажение 1767 на р. Дьяахса-Юрэге). Аммониты: *Cadoceras* cf. *taimyrense* (Meled.) (=C. aff. *declinatum* Vor.=C. *diversus* Voronetz sp. nov. [MS]), *Longaeviceras stenolobum* (Keys.) emend. (Nik.), *Pleuromya decurtata* (Phillips). Вероятно, из этого интервала происходит типовые экземпляры *Cadoceras nikolaevi* Bodyl.

6. Песчаники с поверхности бурые, в свежем сколе темно-серые, средне- и крупнозернистые (обн. 1770). Аммониты: *C. innocentii* Bodyl., *Cadoceras* cf. *innocentii* Bodyl. (= *C. innocentii* Bodyl.), *Longaeviceras* spp. juv. (= *Quenstedtoceras lahuseni* Maire, *Q. originalis* sp. nov. [MS]), ?*Percacosticeras* aff. *parvulum* Meled. (= *Q. olenekense* Voronetz sp. nov. [MS]). 2-2,5 м

7. Бобово-оолитовая железистая порода черного цвета, очень плотная, тяжелая, внешне похожа на крупнозернистый песчаник. Фауна собрана на обнажении 2376-2 (р. Хотугу-Дьяахса): *Cardioceras* sp., *Meleagrinnella* cf. *ovalis* (Phill.), *Pleuromya* sp. indet., *Astarte* sp. indet. 1,2 м

Возраст слоя 1 определяется достаточно уверенно как нижний бат. Найденный в нем вид является характерным представителем зоны *Ishmae* всей Панбореальной надобласти. Сходная ассоциация рассмотрена в той же работе Н.С.Воронец и Е.С.Ершовой при описании других разрезов низовьев р. Лены (р. Атыркан).

Слой 5 уже содержит типично келловейскую фауну, следовательно немая предыдущая, 19-метровая толща, должна принадлежать верхам бата и, возможно, нижнему келловью. Данный слой разбивается на три горизонта с различными комплексами аммонитов:

5а. Основание слоя с *C. (C.) sublaeve rugosum* Spath. Вероятно, из этого же уровня происходит и образец *C. (P.) wosnessenskii* (Grew.) sensu Imlay и *C. (C.) sublaeve declinatum* Vog. Сопоставляется с подзоной *Calloviense* стандарта.

5б. Середина слоя. Аммониты *C. milashevici* (Nik.), *C. (P.) wosnessenskii* (Grew.) sensu Imlay, вероятно, *C. (Pr.) cf. arcticoides* Kis. et Meled. и, возможно, *C. (C.) sublaeve declinatum* Vog. Соответствует верхам нижнего келловья - низам среднего (эквивалент интервала подзона *Enodatum* - подзона *Jason* стандарта).

5 в. Верхняя четверть слоя с *Cadoceras cf. taimyrense* (Meled.) и *L. stenolobum* (Keys.). Верхняя часть среднего келловья, эквивалентная зоне *Coronatum* (биогоризонт *stenolobum*).

В слое 6 присутствуют виды, которые в равной степени можно отнести к верхам среднего келловья, так и к низам верхнего. В первую очередь к ним относятся *C. innocentii* Bodyl. и близкие к ним формы. В то же самое время присутствие ювенильных *Longaeviceras* и не совсем обычных для среднего келловья микроконховых видов может свидетельствовать и о верхнекелловейском возрасте этого слоя.

В основании слоя 6 встречается фауна слоя 5 (точнее 5в), что можно объяснить существованием перерыва между ними. Это подтверждается также резкими литологическими изменениями (алевролит/песчаник).

Таким образом, в келловее основного разреза Оленекской протоки могут быть установлены следующие подразделения:

1. **Зона Sublaeve, биогоризонт *sublaeve rugosum***, с *C. sublaeve rugosum*, *C. sublaeve declinatum*, *C. wosnessenskii* sensu Imlay. Устанавливается в основании слоя 5 основного разреза.



2. **Зона Milashevici**, с *C. milashevici*, *C. wosnessenskii* sensu Imlay, *C. cf. arcticoides*, *C. sublaeve declinatum* (?). Кроме слоя 5б основного разреза к этой же зоне относятся слои с *Cadoceras wosnessenskii* sensu Imlay из разреза 23, расположенного в нижней части Оленекской протоки восточнее пос. Станнах-Хочо (Князев и др., 2011, табл. 1, фиг. 1-5, табл. 2, фиг. 1-5).

3. **Зона Stenolobum**, биогоризонт *stenolobum*, с *L. stenolobum*, *Cadoceras nikolaevi*, *Cadoceras cf. taimyrense*. Соответствует кровле слоя 5.

4. **Зона Stenolobum**, биогоризонт *innocentii*, с *Cadoceras innocentii*, *C. cf. innocentii*, *Longaeviceras* spp., ?*Percacosticeras* aff. *parvulum* Meled. Соответствует слою 6, который отнесен к среднему келловею и зоне *Stenolobum* условно. Отсутствие в комплексе аммонитов типичных *Longaeviceras* зоны Nikitini - нижней зоны верхнего келловоя, свидетельствует о промежуточном положении биогоризонта *innocentii* в пограничном интервале среднего-верхнего келловоя.

#### Низовья р. Лены

Основные разрезы бата и келловоя расположены в бортах Булкурской и Чекуровской антиклиналей и мысе Чуча на левом берегу р. Лены, а также на ее притоках Хатыстах, Тигие, Булкур, Атыркан, Эйэжит и др. Они многократно описаны в литературе (Кошелкина, 1958, 1963; Джиноридзе, Меледина, 1965; Тучков, 1972; Меледина, 1973, 1977, 1994; Каплан и др., 1979; Петров, 1980; Меледина и др., 1991), а выявленные в них аммонитовые последовательности послужили основой для разработки зональных аммонитовых шкал (Джиноридзе, Меледина, 1965; Тучков, 1967; Меледина, 1973, 1977, 1994; Меледина и др., 1991).

Несмотря на большой прогресс в биостратиграфическом изучении средней юры данной территории, разработанные зональные шкалы нуждаются в уточнении. Это связано с несколькими причинами. Во-первых, в стратиграфических описаниях одних и тех же разрезов бата и келловоя разными специалистами наблюдается несовпадение литологических последовательностей - количества и мощностей выделенных слоев и, как следствие, различное положение границ свит (в первую очередь, чекуровской и точинской). Соответственно, при сравнении разных описаний приводимые в них аммонитовые комплексы могут перекрываться, что фальсифицирует их последовательность.

Во-вторых, опубликованные описания разрезов и их палеонтологическая характеристика не исчерпывают всю биостратифическую последовательность бата и келловоя в данном регионе. Изучение неопубликованного материала и новых полевых данных

показывает, что в отдельных частях обнажений существуют линзы с другой палеонтологической последовательностью, чем в соседних обнажениях, где эквивалентные слои отсутствуют.

В-третьих, изменилась диагностика и номенклатура некоторых важнейших зональных видов-индексов кардиоцератид, вследствие чего меняется не только номенклатура некоторых зон, но и их корреляционные возможности и, в итоге, объем и границы подъярусов.

В настоящее время, в публикациях изображено 47 экземпляров кардиоцератид из бата и келловея нижнеленских разрезов (таб. 2.4.10). Из них 10 экз. происходит из Булкурской антиклинали, 15 экз. из северного крыла Чекуровской антиклинали, 12 - южного крыла и 5 экз. - мыса Чуча.

**Табл. 2.4.10.** Определения экземпляров кардиоцератид из разрезов нижнего течения р. Лены, указанные и изображенные в литературе. Б - обнажения Булкурской антиклинали, с - обнажения северной части Чекуровской антиклинали, ю - обнажения южной части Чекуровской антиклинали, Х - обнажение на р. Хатыстах, Ч - обнажения в районе мыса Чуча и р. Чубукулах.

авторское определение	публикация	разрезы	определение, принятое в данной работе
<i>Arcticoceras kochi</i> Spath	Меледина, 1973, т. 20, ф. 1	Б	<i>Arcticoceras ishmae</i> (Keys.) morpha <i>ishmae</i> (Keys.)
<i>Arcticoceras</i> cf. <i>pseudolamberti</i> Spath	Меледина, 1973, т. 22, ф. 1	Б	<i>Arcticoceras ishmae</i> (Keys.) morpha <i>ishmae</i> (Keys.)
<i>Pseudocadoceras nanseni</i> Pompeckji	Меледина, 1973, т. 22, ф. 2	Б	<i>Pseudocadoceras</i> ( <i>Costacadoceras</i> ) cf. <i>bluethgeni</i> Raws.
<i>Cadoceras emelianzevi</i> Voronetz	Меледина, 1977, т. 1, ф. 1; т. 2, ф. 1; т. 3, ф. 1	Б	<i>Cadoceras</i> ( <i>Cadoceras</i> ) <i>emelianzevi</i> Voronetz
<i>Arcticoceras</i> cf. <i>excentricum</i> Voronetz	Меледина и др., 1991, т. 2, ф. 1	Б	<i>Arcticoceras ishmae</i> (Keys.) morpha <i>stepankovi</i> Tuchkov
<i>Costacadoceras</i> aff. <i>blutheni</i> Rawson	Меледина и др., 1991, т. 2, ф. 2	Б	<i>Pseudocadoceras</i> ( <i>Costacadoceras</i> ) cf. <i>bluethgeni</i> Raws.
<i>Costacadoceras</i> aff. <i>blutheni</i> Rawson	Меледина и др., 1991, т. 1, ф. 3	Б	<i>Pseudocadoceras</i> ( <i>Costacadoceras</i> ) cf. <i>bluethgeni</i> Raws.
<i>Arcticoceras</i> cf. <i>harlandi</i> Rawson	Меледина и др., 1991, т. 4, ф. 1	Б	<i>Arcticoceras ishmae</i> (Keys.)
<i>Arcticoceras</i> cf. <i>harlandi</i> Rawson	Меледина и др., 1991, т. 5, ф. 1	Б	<i>Arcticoceras ishmae</i> (Keys.)
<i>Arcticoceras</i> cf. <i>excentricum</i> Voronetz	Меледина и др., 1991, т. 7, ф. 1	Б	<i>Arcticoceras ishmae</i> (Keys.) morpha <i>stepankovi</i> Tuchkov
<i>Arcticoceras</i> cf. <i>excentricum</i> Voronetz	Меледина и др., 1991, т. 8, ф. 4	Б	<i>Arcticoceras ishmae</i> (Keys.)
<i>Arcticoceras ishmae</i> (Keys.) morpha <i>ishmae</i> (Keys.)	Киселев, 2020а, т. 3, ф. 1	Б	<i>Arcticoceras ishmae</i> (Keys.) morpha <i>ishmae</i> (Keys.)
<i>Arcticoceras ishmae</i> (Keys.)	Воронец, 1962, т. 10, ф. 2	Х	<i>Arcticoceras ishmae</i> (Keys.) morpha <i>ishmae</i> (Keys.)
<i>Arcticoceras excentricum</i> (Keys.) - лектотип	Воронец, 1962, т. 14, ф. 1; Киселев, 2020а, т. 2, ф. 5; т. 3, ф. 4	Х	<i>Arcticoceras ishmae</i> (Keys.) morpha <i>stepankovi</i> Tuchkov
<i>Arcticoceras ishmae</i> (Keys.) morpha <i>stepankovi</i> Tuchkov	Киселев, 2020а, т. 3, ф. 5	Х	<i>Arcticoceras ishmae</i> (Keys.) morpha <i>stepankovi</i> Tuchkov
<i>Cadoceras</i> ( <i>Oligacadoceras</i> ) cf. <i>tetonense</i> Imlay	Меледина, 1977, т. 1, ф. 2; т. 2, ф. 2	с	<i>Arcticoceras ishmae</i> (Keys.) morpha <i>stepankovi</i> Tuchkov
<i>Cadoceras</i> ( <i>Oligacadoceras</i> ) aff. <i>muelleri</i> Imlay	Меледина, 1977, т. 18, ф. 1	с	<i>Arctocephalites</i> sp. cf. <i>belli</i> Poult.
<i>Cadoceras</i> ( <i>Bryocadoceras</i> ) <i>falsum</i> Voronetz	Меледина, 1977, т. 10, ф. 1; т. 11, ф. 1; т. 12, ф. 1 Меледина, 1994, т. 6, ф. 1	с	<i>Cadoceras</i> ( <i>Cadoceras</i> ) <i>calyx calyx</i> Spath
<i>Cadoceras</i> ( <i>Streptocadoceras</i> ) <i>subtenuicostatum</i> Voronetz	Меледина, 1977, т. 39, ф. 1	с	<i>Cadoceras</i> ( <i>Paracadoceras</i> ) <i>anabarense</i> Bodyl. morpha <i>subtenuicostatum</i> Voron.
<i>Paracephalites</i> (?) <i>belli</i> Poult.	Меледина и др., 1991, т. 3, ф. 1,2	с	<i>Arctocephalites</i> sp. cf. <i>belli</i> Poult.
<i>Arcticoceras</i> cf. <i>ishmae</i> (Keys.)	Меледина и др., 1991, т. 4, ф. 2-5	с	<i>Arcticoceras ishmae</i> (Keys.)
<i>Arcticoceras</i> (?) cf. <i>cranocephaloide</i> Call. et Birk.	Меледина и др., 1991, т. 8, ф. 1,2	с	<i>Arcticoceras</i> cf. <i>cranocephaloide</i> Call. et Birk.
<i>Cadoceras</i> ( <i>Catacadoceras</i> ) <i>perrarum</i> Voron.	Меледина и др., 1991, т. 9, ф. 1	с	<i>Cadoceras</i> ( <i>Catacadoceras</i> ) <i>barnstoni</i> (Meek) morpha <i>perrarum</i> Voron.

<i>Costacodoceras</i> cf. <i>blutheni</i> Rawson	Меледина и др., 1991, т. 10, ф. 2	с	<i>Pseudocadoceras</i> ( <i>Costacadoceras</i> ) cf. <i>blutheni</i> Raws.
<i>Arcticoceras ishmae</i> (Keys.)	Меледина и др., 1991, т. 10, ф. 3	с	<i>Arcticoceras ishmae</i> (Keys.)
<i>Arcticoceras</i> (?) <i>cranocephaloide</i> Call. et Birk.	Меледина и др., 1991, т. 5, ф. 3	с	<i>Arcticoceras</i> cf. <i>cranocephaloide</i> Call. et Birk.
<i>Cadoceras barnstoni</i> (Meek)	Князев и др., 2007, т. 1, ф. 2, Князев и др., 2009, т. 2, ф. 2	с	<i>Cadoceras barnstoni</i> (Meek)
<i>Arcticoceras</i> (?) <i>cranocephaloide</i> Call. et Birk.	Князев и др., 2009, т. 1, ф. 1,2	с	<i>Arcticoceras</i> cf. <i>cranocephaloide</i> Call. et Birk.
<i>Arcticoceras ishmae</i> (Keys.) <i>morpha ishmae</i> (Keys.)	Киселев, 2020а, т. 3, ф. 2	с	<i>Arcticoceras ishmae</i> (Keys.) <i>morpha ishmae</i> (Keys.)
<i>Arcticoceras ishmae</i> (Keys.) <i>morpha ishmae</i> (Keys.)	Киселев, 2020а, т. 3, ф. 3	с	<i>Arcticoceras ishmae</i> (Keys.) <i>morpha ishmae</i> (Keys.)
<i>Arcticoceras kochi</i> Spath	Меледина, 1973, т. 20, ф. 2	ю	<i>Arcticoceras ishmae</i> (Keys.) <i>morpha ishmae</i> (Keys.)
<i>Cadoceras</i> ( <i>Cadoceras</i> ) <i>lenaense</i> Meledina - голотип	Меледина, 1977, т. 4, ф. 1	ю	<i>Cadoceras</i> ( <i>Cadoceras</i> ) <i>calyx lenaense</i> Meledina,
<i>Cadoceras</i> ( <i>Streptocadoceras</i> ) <i>subtenuicostatum</i> Voronetz	Меледина, 1977, т. 12, ф. 3; т. 15, ф. 1; т. 16, ф. 2	ю	<i>Cadoceras</i> ( <i>Paracadoceras</i> ) <i>anabarense</i> Bodyl. <i>morpha subtenuicostatum</i> Voron.
<i>Arcticoceras</i> (?) cf. <i>cranocephaloide</i> Call. et Birk.	Меледина и др., 1991, т. 6, ф. 1	ю	<i>Arcticoceras</i> cf. <i>cranocephaloide</i> Call. et Birk.
<i>Cadoceras</i> ( <i>Catacadoceras</i> ) cf. <i>barnstoni</i> (Meek)	Меледина и др., 1991, т. 6, ф. 2,3	ю	<i>Cadoceras</i> ( <i>Catacadoceras</i> ) cf. <i>barnstoni</i> (Meek).
<i>Cadoceras</i> ( <i>Catacadoceras</i> ) <i>barnstoni</i> (Meek)	Меледина и др., 1991, т. 8, ф. 3	ю	<i>Cadoceras</i> ( <i>Catacadoceras</i> ) <i>barnstoni</i> (Meek)
<i>Cadoceras</i> ( <i>Catacadoceras</i> ) cf. <i>perrarum</i> Voronetz	Меледина и др., 1991, т. 9, ф. 2	ю	<i>Cadoceras</i> ( <i>Catacadoceras</i> ) <i>barnstoni</i> (Meek)
<i>Arcticoceras</i> (?) cf. <i>cranocephaloide</i> Call. et Birk.	Меледина и др., 1991, т. 9, ф. 3	ю	<i>Arcticoceras</i> cf. <i>cranocephaloide</i> Call. et Birk.
<i>Cadoceras</i> ( <i>Paracadoceras</i> ) <i>elatmae</i> (Nik.)	Меледина и др., 1991, т. 10, ф. 1	ю	<i>Cadoceras</i> ( <i>Paracadoceras</i> ) <i>anabarense</i> Bodyl.
<i>Cadoceras</i> (?) <i>perrarum</i> Voronetz - голотип	Воронец, 1962, т. 15, ф. 1	ю	<i>Cadoceras</i> ( <i>Catacadoceras</i> ) <i>barnstoni</i> (Meek) <i>morpha perrarum</i> (Voronetz)
<i>Cadoceras ventroplanum</i> Voronetz - голотип	Воронец, 1962, т. 23, ф. 1	ю	<i>Cadoceras</i> ( <i>Catacadoceras</i> ) <i>barnstoni</i> (Meek) <i>morpha subcatostoma</i> (Voronetz)
<i>Cadoceras</i> ( <i>Catacadoceras</i> ) <i>barnstoni</i> (Meek)	Kiselev, 2018, pl. 1, fig. 2	ю	<i>Cadoceras</i> ( <i>Catacadoceras</i> ) <i>barnstoni</i> (Meek)
<i>Cadoceras subcalyx</i> Voronetz - голотип	Воронец, 1962, т. 20, ф. 1,2,4	ч	<i>Cadoceras</i> ( <i>Catacadoceras</i> ) <i>barnstoni</i> (Meek) <i>morpha subcalyx</i> (Voronetz)
<i>Cadoceras variabilis</i> Spath	Воронец, 1962, т. 20, ф. 3	ч	<i>Cadoceras</i> ( <i>Catacadoceras</i> ) <i>barnstoni</i> (Meek)
<i>Cadoceras densicostatum</i> Voronetz - голотип	Воронец, 1962, т. 20, ф. 5	ч	<i>Pseudocadoceras</i> ( <i>Costacadoceras</i> ) sp.
<i>Cadoceras ognevi</i> Bodylevsky	Воронец, 1962, т. 23, ф. 2	ч	<i>Cadoceras</i> ( <i>Catacadoceras</i> ) <i>barnstoni</i> (Meek) <i>morpha ognevi</i> Bodyl.
<i>Cadoceras subcatostoma</i> Voronetz- голотип	Воронец, 1962, т. 24, ф. 1; т. 25, ф. 1	ч	<i>Cadoceras</i> ( <i>Catacadoceras</i> ) <i>barnstoni</i> (Meek) <i>morpha subcatostoma</i> (Voronetz)

Больше половины изображенных экземпляров (28 экз.) относятся к арктоцефалитинам нижнего и среднего бата (в современном понимании), 14 экз. - кадоцератинам верхнего бата и 5 экз. - кадоцератинам келловей. Из всех экземпляров, относящихся к 19 видам кардиоцератид, в данной работе переопределено под другими названиями более половины. При этом общее число видов, представленных изображениями в публикациях, сократилось до 8 (42%). Такое сокращение разнообразия, несомненно, отразится в стратиграфических построениях. Ниже будет описана последовательность кардиоцератид в разрезах нижнего течения Лены с учетом сложившихся изменений. В качестве стратиграфической основы использованы описания обнажений и модели свитного деления, принятые в работах С.В. Мелединой (1991, 1994).

Бат и келловей в нижнем течении Лены состоят из двух свит - чекуровской и точинской. Первая из них включает в полном объеме нижний бат, вторая - средний-верхний бат и келловей.

**Чекуровская свита.** Мощность чекуровской свиты в Булкурской антиклинали (Кумах-Суурт) составляет 195,5 м, северном крыле Чекуровской антиклинали 285 м, в южном - 297 м.

Зональное строение чекуровской свиты одинаково во всех разрезах. В нижней части выделена зона *Arctocephalites* aff. *greenlandicus* (по Меледина, 1994) или *Ar. greenlandicus* (по Меледина, 2013; 2014), мощностью 76,5 м, 98 м и 100 м. Аммониты найдены только в северном разрезе чекуровской антиклинали в кровле свиты. Это комплекс своеобразных арктоцефалитин, обозначенных здесь как *Arctocephalites* sp. cf. *belli* Poulton, которые С.В. Мелединой рассматривались под разными родовыми (*Cadoceras*, *Paracephalites*), подродами и видовыми названиями (таб. 2.4.10). Эти формы весьма близки *Arctocephalites belli* Poulton из зоны *Arctocephalites framí* Арктической Канады, которая, в свою очередь, сопоставляется с зоной *Arctocephalites greenlandicus* Восточной Гренландии. Зона *Arctocephalites* aff. *greenlandicus* в северо-сибирских разрезах первоначально выделена на по-ве Урюнг-Тумус, а в чекуровской свите нижнеленских разрезов устанавливается в наименьшей степени условно в северном разрезе чекуровской антиклинали, и исключительно по положению в остальных разрезах. После обнаружения в том же районе характерных видов (в том числе вида-индекса) зоны *Greenlandicus* на р. Келимяр (Меледина, 2014, табл. 1, фиг. 7,8) возникла перспектива более качественного палеонтологического обоснования этой зоны в низовьях Лены и обозначения ее без использования открытой номенклатуры.

Большую часть второй половины чекуровской свиты занимают одна или две зоны, выделенные по распространению рода *Arcticoceras*. В южной Чекуровке выделена единственная зона *A. harlandi-ishmae* мощностью около 160 м. Аммониты, включая вид-индекс *Arcticoceras harlandi*, встречены только в подошве. В Северной Чекуровке выделено две зоны *A. harlandi* (мощность около 150 м) и *A. ishmae* (34,5 м), обе охарактеризованные аммонитами. В разрезе Кумах-Суурт так же установлена зона *A. harlandi* (мощность 92 м) и зона с двойным названием *A. ishmae-C. falsum* (34,5 м).

Как было показано выше, палеонтологическая характеристика обеих зон представлена арктикоцерасами плохой сохранности, в основном раздавленными ядрами, поэтому об их видовой принадлежности можно судить, в основном, лишь по особенностям ребристости. Большинство определений аммонитов из обеих зон чекуровской свиты даны в открытой номенклатуре (Меледина и др., 1991; Меледина, 1991, 1994), причем, в зоне *Harlandi* к такому типу относятся все определения - *Arcticoceras* cf. *harlandi* (Меледина и др.,

1991, табл. 4, фиг. 1; табл. 4, фиг. 1) и *A. cf. excentricum* (ibid., табл. 2, фиг. 1; табл. 7, фиг. 1; табл. 8, фиг. 4).

Анализ признаков изображенных аммонитов позволяет считать, что разделение арктикоцерасов чекуровской свиты на виды весьма проблематично. Указанные аммониты характеризуются близкими модальностями видоспецифических признаков, в первую очередь плотности ребер, поэтому среди них можно выделять лишь варианты изменчивости. Более того, нередко арктикоцерасы из зоны *Ishmae*, определенные как *A. ishmae* (ibid., табл. 10, фиг. 3) или *A. cf. ishmae* (ibid., табл. 4, фиг. 2-5), лучше соответствуют привычному диагнозу *A. harlandi* Raws. sensu Poulton, 1987 как редкорребристой форме. С другой стороны, экземпляры из верхов чекуровской свиты, определенные как *A. cf. harlandi*, больше соответствуют диагнозу *A. ishmae* как часторребристой форме. По сути, обе формы не имеют принципиальных видовых отличий друг от друга, поэтому их следует рассматривать как один вид. Соответственно, в чекуровской свите лучше выделять только одну зону *A. ishmae*.

Этот вывод подтверждается данными Н.С. Воронец и Е.С. Ершовой (1963), которые в разрезе Атыркан (северное крыло Чекуровской антиклинали) в подошве чекуровской свиты нашли комплекс арктикоцерасов, которые обнаруживают полный ряд изменчивости по признакам плотности ребер и коэффициенту ветвления. Среди них хорошо различимы *A. ishmae* morph *ishmae* (табл. 8, фиг. 1-3) и *A. ishmae* morph *stepankovi*. Обе морфы известны также в Анабарском и Нордвикском районах, причем чаще определяются как *A. excentricum* (табл. 7, фиг. 5; табл. 8, фиг. 4,5).

**Точинская свита.** Алевролиты, мощностью 19,5 м в Булкурской антиклинали (Кумах-Суурт), 17,3 м в северном крыле Чекуровской антиклинали, и 23-25 м в южном крыле. В свите выявлена последовательность кадоцератин, на основании которой С.В. Меледина (1994) установила четыре зоны: зона *C. barnstoni*, зона *C. falsum*, зона *C. anabarensis* и зона *C. emelianzevi*.

В основании точинской свиты в разрезах Чекуровской антиклинали в слое песчаников или алевролитов мощностью 4-7 м С.В. Мелединой (Меледина и др., 1991) выделяется зона *Arcticoceras* (?) cranosephaloide. Основанием служат находки вида-индекса зоны, из которых изображено 5 экземпляров (таб. 2.4.10). К сожалению, большинство из них или деформированно или не содержит конечной жилой камеры, по признакам которой можно достоверно определить видовую принадлежность. Самые полные недеформированные экземпляры (Князев и др., 2009, т. 1, ф. 1,2) представлены

фрагмоконом, между тем при описании *Arcticoceras cranocephaloide* Дж. Калломон не только не дал изображений экземпляров на стадии зрелого фрагмокона, но даже не изобразил ни одного поворота КЖК (Callomon, 1985, pl. 1, fig. 1, text-fig. 9A,B) со стороны устья. Это крайне затрудняет определение незрелых экземпляров, предположительно относящихся к данному виду.

В 2011 г. М.А.Рогову удалось найти в разрезе Южная Чекуровка в том же интервале точинской свиты (26 м ниже подошвы оксфорда) несколько экземпляров с КЖК, которые, несмотря на деформированность, в полной мере соответствуют морфологии типовых *Arcticoceras cranocephaloide* (табл. 32, фиг. 1). Это подтверждает правильность выделения зоны *Cranosephaloide* в основании точинской свиты.

Зона *Barnstoni* хорошо развита в разрезах Чекуровской антиклинали и на мысе Чуча и имеет мощность в разных разрезах от 3,5 м (мыс Чуча) до 9 м (Южная Чекуровка). Она содержит несколько конкреционных прослоев или горизонтов, к которым чаще всего привязаны находки аммонитов. В основном, это различные морфы вида-индекса зоны *Catacadoceras (Catacadoceras) barnstoni* (Meek), которые ранее рассматривались как самостоятельными видами (*C. perrarum* Voronetz, *C. ventroplanum* Voronetz, *C. subcalyx* Voronetz, *C. subcatostoma* Voronetz, см. таб. 2.4.10). Их голотипы происходят из разреза Южная Чекуровка (два вида) и мыса Чуча (2 вида). Несмотря на то, что некоторые из этих форм характеризуются контрастными морфотипами, они рассматриваются здесь, как и в других работах (Poulton, 1987; Меледина, 1999) как морфы внутривидовой изменчивости (см. описание вида). Чаще всего в разрезах встречается номинальная морфа *C. (Cat.) barnstoni* morpha *barnstoni* (табл. 1, фиг. 2; табл. 33, фиг. 1) и *C. (Cat.) barnstoni* morpha *subcalyx* (табл. 13, фиг. 1,2).

В настоящее время зона *Barnstoni* в Северной Сибири, в соответствии с Гренландской шкалой, переименована в зону *Variabile* (Князев и др, 2009; Меледина, 2014). Среди кадоцератин встречены почти все виды нижней части зоны восточно-гренландского комплекса, относящейся к фауне 21 - *Keplerites rosenkrantzi* (Callomon, 1993). Вид-индекс, к настоящему времени, найден только на мысе Чуча (табл. 33, фиг. 2) в нижней части зоны (слой 1, ниже подошвы оксфорда, примерно, на 1,5-3 м, по описанию М.А. Рогова) совместно с *C. (Cat.) barnstoni*. Это позволяет установить в данном интервале биогоризонт *variabile*, первоначально выделенный той же зоне Анабарского залива.

Зона *Falsum* раньше выделялась в средней части точинской свиты (Меледина и др., 1991; Меледина, 1991, 1994), в интервале 0-2,5 м выше подошвы слоя 3 пачки 8 (Южная

Чекуровка). Вблизи подошвы отмечены находки *C. lenaense* Meledina (включая голотип) и *C. falsum* Voronetz, а в кровле только *C. falsum* (Меледина и др., 1991, рис. 4). В разрезе Северная Чекуровка найден только *C. falsum* (таб. 2.4.10). В последних работах сибирских специалистов (Князев и др., 2006; 2009) экземпляры этого вида в нижнеленских разрезах переопределены и рассматриваются как *C. calyx* Spath. Соответственно, среднюю часть точинской свиты следует относить не к нижнему келловею, а к верхнему бату - к зоне Calyx.

Новые данные по разрезу восточного берега Анабарского залива (см. выше) показали, что *C. lenaense* характеризует самостоятельный биогоризонт в кровле зоны Variable. Это позволяет уточнить зональное и инфразональное деление в средней части точинской свиты: установить биогоризонты *lenaense* и *calyx calyx*, и провести между ними границу между зонами Variable и Calyx. Вся последовательность биогоризонтов верхнего бата выявлена только в разрезе Южная Чекуровка: в первой зоне может быть установлено два биогоризонта *variabile* (~0-14 м выше подошвы точинской свиты) и *lenaense* (~14-15 м), а во второй только один *calyx calyx* (~17-17,5 м). Не исключено, что в этом же интервале может залегать и биогоризонт *infimum*, поскольку экземпляр вида-индекса *C. (Cat.) infimum* Gulyaev et Kiselev найден в этом регионе Е.С. Ершовой (табл. 13, фиг. 3). К сожалению, его точное положение в разрезе не известно, поэтому выделение биогоризонта *infimum* пока преждевременно.

В верхней трети точинской свиты кадоцератины представлены, в основном, *Cadoceras* (*Paracadoceras*), из которых С.В. Мелединой указаны *C. elatmae* (Nik.) и *C. subtenuicostatum* Voronetz (таб. 2.4.10). Нахождение первого вида послужило основой для установления в ленских разрезах зоны Elatmae. Впоследствии (Меледина, 1994) этот вид был переопределен до *C. (Par.) anabarensis* Bodyl., в результате чего название зоны изменилось. В настоящий момент зона Anabarensis не используется сибирскими авторами в зональных схемах, поскольку она, в очередной раз, замещена зоной Elatmae. На наш взгляд, установление зоны Anabarensis в ленских разрезах является правильным решением, поскольку ни один из изображенных в литературе экземпляров паракадоцерасов из кровли точинской свиты не может с полной уверенностью относиться к *C. (Par.) elatmae*. Изучение представительной выборки из разрезов Чекуровской (в основном, южного крыла, по сборам М. А. Рогова, 2011 г.) подтвердило, что все экземпляры кадоцератин из рассматриваемого интервала принадлежат к различным морфам *C. (Par.) anabarensis* (табл. 18, фиг. 1). В южном крыле они встречены в верхних 5 м точинской свиты вплоть до самой кровли, поэтому данный интервал относится к зоне Anabarensis. Вероятно, он

эквивалентен слою 2 западного берега Анабарского залива, где установлен биогоризонт *falsum*.

Зона *Emelianzevi* установлена С.В. Мелединой в кровле точинской свиты только в районе Булкурской антиклинали (разрез Кумах-Суурт) по виду-индексу. Единственный изображенный экземпляр *Cadoceras (Cadoceras) emelianzevi* Voronetz (**таб. 2.4.10**), в целом, отвечает его описанию и лектотипу (Воронец, 1962, с. 50-51, табл. 18, фиг. 2, табл. 21, фиг. 1, табл. 21, фиг. 1). Однако, его диаметр (134 мм и 94 мм на разных оборотах) соответствует взрослой и терминальной раковине - стадиях, на которых большинство видов *Cadoceras* s. str. почти не отличимы. Поэтому видовая принадлежность данного экземпляра не вполне очевидна. Учитывая, что виды этой группы распространены в нескольких зонах нижнего и среднего келловоя, установление в кровле точинской свиты зоны *Emelianzevi* находится под вопросом.

Более высокие горизонты нижнего келловоя описаны в разрезе на левом берегу р. Лены вблизи устья р. Атыркан (северное крыло Чекуровской антиклинали). Этот разрез описан в неопубликованной работе Воронец, Ершовой 1963 (по отчету Сорокова Д.С. и др., 1960). Его изучение проводилось дважды в 1958-59 гг Д.С. Сороковым, Е.С. Ершовой, А.Е.Семеновой и О.М. Лев. Ниже приводится описание разреза с сокращениями (батские слои опускаются, определения Воронец и Ершовой даны в скобках):

1. Алевролиты серые, очень крепкие, с поверхности слабо ожелезненные. В подошве слоя встречены *Arcticoceras ishmae* (Keys.) *morpha ishmae* (Keys.) (= *A. lenaense* Voronetz [MS] (**табл. 8, фиг. 1**), = *A. (Incostarcticoceras) tenuicostatum* Voronetz [MS] (**табл. 8, фиг. 2,3**)), *Pseudocadoceras (Costacadoceras) cf. bluethgeni* Raws (= *cadoceras (Niigoceras) atyrkanensis* Voronetz [MS]). Видимая мощность 1 м.

2. Алевролит сильно глинистый, темно-серый. В 4-4,5 м выше подошвы встречен *Cadoceras (Catacadoceras) barnstoni* (Meek) (= *C. subcalyx* Voronetz, *C. laptievi* Bodyl.). Мощность 5,5 м.

3. Алевролит сильно глинистый, темно-серый, с многочисленными известковыми конкрециями. Мощность 3 м.

4. Алевролит серый, очень крепкий, кусковатый, с шаровыми известковыми конкрециями. В верхней части слоя найден *Cadoceras cf./aff. infimum* Gulyaev et Kiselev. (= *Cadoceras catostoma* Pomr.). Мощность 5 м.



5. Алевролит светло-серый, кусковатый, очень крепкий с редкими шаровыми известковыми конкрециями. Мощность 5,5 м.

6. Алевролит темно-серый, кусковатый, с большим количеством шаровых и эллипсоидальных известковистых конкреций. Аммониты: *C. (Paracadoceras) glabrum* Imlay part. (= *Cadoceras glabroides* Voronetz [MS], = *Cadoceras* cf. *glabrum* Imlay) (табл. 35, фиг. 1), *C. (Cadoceras) sublaeve declinatum* Voronetz (= *Cadoceras* sp. nov. indet.) (табл. 34, фиг. 4), *Phylloceras* sp. (= *Phylloceras* cf. *album* (Quenstedt)). Мощность 4 м.

7. Алевролит темно-серый, кусковатый. В кровле проходит прослой овальных, лепешковидных известковистых конкреций. Среди аммонитов найден *C. (C.)* cf./aff. *durum* (Buckman) sensu Page (= *Longaeviceras* cf. *nikitini* (Sokolov)) (табл. 35, фиг. 5). Мощность 3 м.

8. Песчаник мелкозернистый, темно-серый, очень крепкий с зеленоватым оттенком. Аммониты: *Cardioceras jacuticum* Pavlow, *Cardioceras* ex gr. *excavatum* (Sow.), *Goliathiceras* ex gr. *rotundatum* (Nik.) (= *G. arcticum* Voronetz sp. nov.), *Partschiceras* sp. (= *P. fidele* Voronetz sp. nov.). Мощность 0,8 м.

Этот разрез сильно отличается от описанных в литературе разрезов северного крыла Чекуровской антиклинали, как в отношении мощности келловея, так и по аммонитам. Вероятно, он располагается севернее обн. 2 (по Меледина и др, 1991), поэтому кровля точинской свиты может отличаться и содержать линзу более молодых слоев, чем базальный нижний келловей. В частности, Воронеж и Ершова полагали, что слой 6 относится к среднему келловею, а слой 7 - к верхнему - подъярусам, не отмечавшимся ранее в точинской свите чекуровских разрезов. Суммарная мощность келловея в разрезе Атыркан составляет не менее 17 м, в то время как в обн. 2 Северной Чекуровки, по Мелединой, по максимальным оценкам, составляет 4-4,5 м (по минимальным - 1,5 м).

В слое 1 по виду-индексу устанавливается зона *Ishmae*, в слое 2 по присутствию *C. barnstoni* зона *Variabile*. В слое 4 может быть установлена зона *Calyx* по *C. cf./aff. infimum*, который в отчете обозначен Воронеж и Ершовой как *C. catostoma* Pomp. sensu Imlay (= *C. imlayi* sp. nov. в данной работе). Под тем же названием ими изображен экземпляр из обн. мыса Чуча, который здесь относится к *C. infimum* (табл. 13, фиг. 4).

Слой 6 характеризуется необычным комплексом аммонитов, в котором присутствуют поздние *C. (Paracadoceras)*, близкие к *C. glabrum* Imlay, которые также известны в Британской Колумбии (табл. 35, фиг. 4), Южной Аляске (табл. 35, фиг. 3) и в Европейской России в верхах зоны *Calloviense* (табл. 35, фиг. 2). По этому комплексу в слое может быть установлена верхняя или терминальная нижнекелловейская зона. Этот

вывод подтверждает находка *Cadoceras sublaeve declinatum* (табл. 34, фиг. 4), характеризующий зону Sublaeve на Оленекской протоке (см. выше). Недавно М.А. Роговым вблизи разреза Атыркан в северном крыле Чекуровской антиклинали найден кземпляр этого подвида на отметке 4,5 м ниже подошвы оксфорда (табл. 34, фиг. 1), что соответствует нижней части слоя 6.

В слое 7 найден единственный экземпляр кадоцератин, близкий или идентичный *C. (C.) durum* (Buckman) sensu Page. Это позволяет сопоставлять слой 7 данного разреза со слоем 6 обн. 503 на о. Большой Бегичев, где сибирскими специалистами выделена зона *Cadoceras durum* (Никитенко и др, 2013). Эта зона соответствует терминальному нижнему келловее, эквивалентному подзоне *Enodatum* шкалы Англии.

Верхний келловей в низовьях р. Лены достоверно известен только в разрезе мыса Чуча. Он установлен в слое алевролита мощностью около 8, залегающего на песчаниках верхнего бата. Почти по всему слою встречаются кардиоцератиды, которые определяются Воронец и Ершовой (1963) как *Quenstedtoceras originale* Voronetz [MS], С.В. Мелединой (в Каплан и др, 1979) как (с родовыми названиями, принятыми здесь) *Percacosticeras novosemelicum* (Bodyl.), *Platylongoceras cf. holdetahli* (Salf. et Freb.), *Longaeviceras stenolobum* (Keys.), а М.А. Роговым (по полевым записям 2009 г.) как *Longaeviceras* sp., *Dolganites* sp., *Soaniceras* sp., *Platylongoceras* sp. Большинство из них, в общих чертах, характеризуют зону *Nikitini*, но достоверно это можно утверждать только после специального изучения этих аммонитов. В кровле слоя Роговым отмечаются находки *Cardioceras (Scarburgiceras)*, которые уже характеризуют базальную часть нижнего оксфорда.

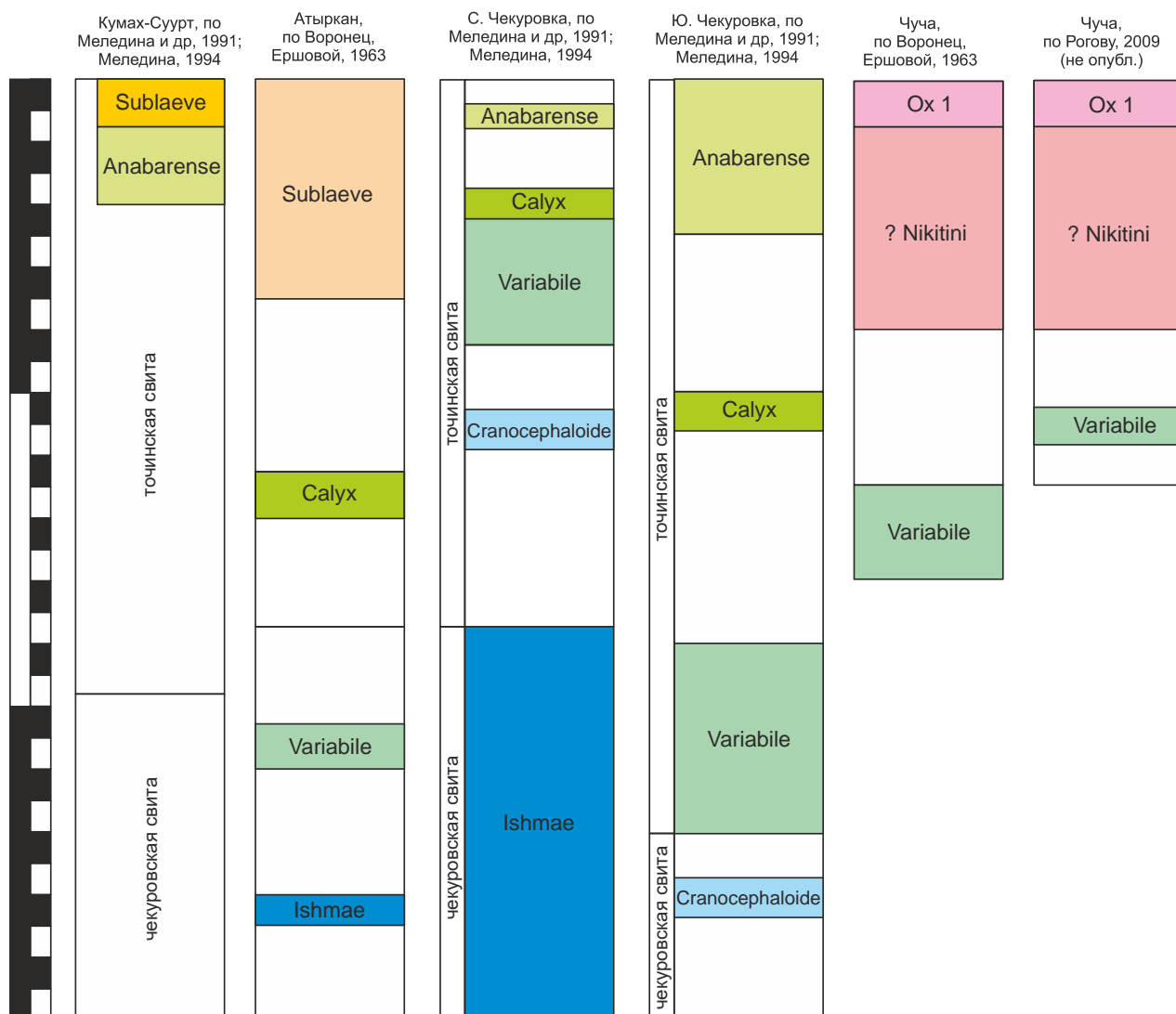
По распределению аммонитов в разрезах низовьев р. Лены в бате и келловее может быть установлена последовательность из 11 биостратонов, включающая 9 зон и 9 биогоризонтов, часть из которых устанавливается под знаком вопроса (таб. 2.4.11).

Таблица 2.4.11. Зональное деление и провизорная последовательность биогоризонтов бате и келловее низовьев Лены. Б - Булкурская антиклиналь, А - Атыркан, С - северная часть Чекуровской антиклинали, Ю - южная часть Чекуровской антиклинали, Ч - мыс Чуча.

подъярус	зона	биогоризонт	разрезы				
			Б	А	С	Ю	Ч
верхний келловей	?Nikitini	c13	?				
нижний келловей	Milashevici	c8	<i>Cadoceras "durum"</i>				
	Sublaeve	c7	<i>sublaeve sublaeve</i>				
	?Emelianzevi	c6	?				
	Anabarensense	c3	<i>?Cadoceras falsum</i>				
верхний бат	Calyx	b7	<i>Cadoceras calyx calyx</i>				

		b6	<i>Cadoceras infimum</i>		?		?	?
	Variabile	b5	<i>Cadoceras lenaense</i>				+	
		b4	<i>Cadoceras variabile</i>		+	+	+	+
средний бат	Cranocephaloide	b3	<i>Arcticoceras cranocephaloide</i>			+	+	
нижний бат	Ishmae	b2	<i>Arcticoceras ishmae</i>	+	+	+	+	+
	Greenlandicus	b1	<i>Arctocephalites greenlandicus</i>			?		

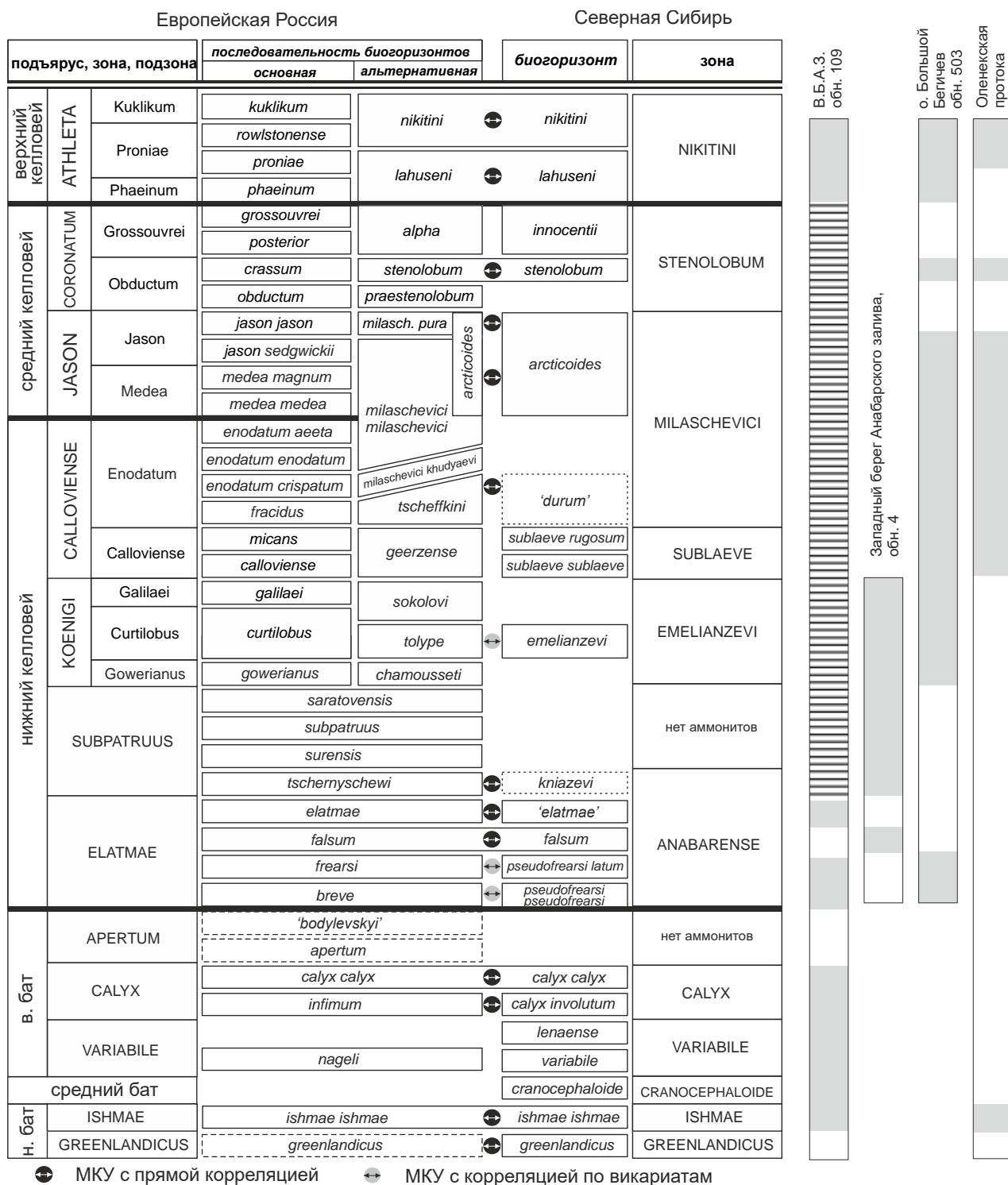
Все изученные разрезы характеризуются неодинаковым распределением палеонтологически (по аммонитам) охарактеризованных интервалов, биостратиграфической последовательностью и числом устанавливаемых биостратонов, и их мощностью (**рис. 2.4.3**). В настоящее время сложно устанавливать какие-то закономерности в изменении пространственной структуры профиля, поскольку аммонитами охарактеризовано менее половины мощности разрезов. Тем не менее, можно констатировать, что стратиграфический объем келловей наиболее изменчив. В основном, келловей представлен нижним подъярусом в объеме 1-2 зоны, средний келловей не найден, но его присутствие возможно (в разрезе мыса Чуча). Верхний келловей присутствует в виде единственной зоны, номенклатура которой не вполне определена.



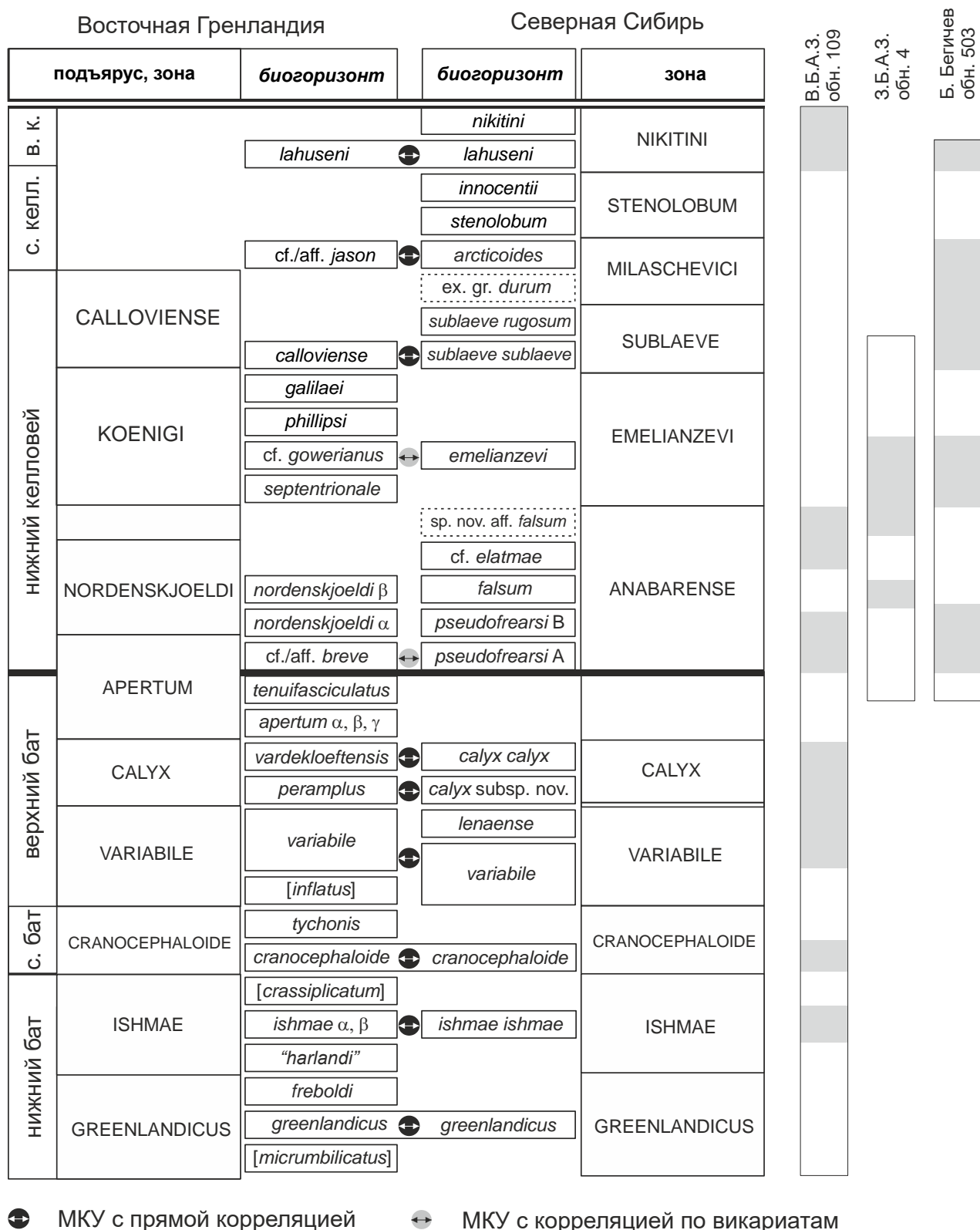
**Рис. 2.4.3.** Зональное деление бата и келловоя в низовьях р. Лены в верхней части разрезов (30 м). Зоны выделены только для интервалов, охарактеризованных аммонитами. Все разрезы выравнены по кровле средней юры. Цена деления линейки мощности 1 м и 10 м.

### Биостратиграфические подразделения бата и келловоя Северной Сибири

Анализ последовательностей кардиоцератид в основных разрезах Северной Сибири (Анабарского залива, острова Большой Бегичев, Восточного Таймыра, Оленекской протоки и низовьев р. Лены) позволяет уточнить зональное расчленение по аммонитам и существенно детализировать биостратиграфическое деление бата и келловоя на основе инфразональной шкалы, которая предлагается впервые. Она включает 5 зон и 7 инфразональных уровней (8 биогоризонтов) в бата и 6 зон и 14 биогоризонтов в келловее (**таб. 2.4.12**).



**Рис. 2.4.4.** Схема корреляции зональной и инфразональной шкал бата и келловей Северной Сибири и Европейской России по аммонитам. Справа показаны интервалы, охарактеризованные аммонитами зон и биогоризонтов северо-сибирской шкалы, в опорных разрезах бата и келловей Лено-Анабарского района. В.Б.А.3. - восточный берег Анабарского залива. MKY - межрегиональные коррелируемые уровни.



**Рис. 2.4.5.** Схема корреляции зональной и инфразональной шкал бата и келловой Северной Сибири и Восточной Гренландии по аммонитам. Справа показаны интервалы, охарактеризованные аммонитами зон и биогоризонтов северо-сибирской шкалы, в опорных разрезах бата и келловой Лено-Анабарского района. В.Б.А.З. - восточный берег Анабарского залива; З.Б.А.З. - западный берег Анабарского залива. МКУ - межрегиональные коррелируемые уровни.

Зональная шкала, в целом, соответствует последовательности зон, разработанной сибирскими специалистами за последние годы, т.е. сохраняет преемственность. Инфразональная шкала, предлагаемая ниже, является перспективной. Она может измениться (и, скорее всего изменится) за счет появления новых и уточнения номенклатуры выделенных здесь биогоризонтов. При ее разработке мало использовались данные по некоторым разрезам, поэтому детализация может измениться в отношении тех зон, где они лучше всего развиты. Такие изменения могут возникнуть в зонах нижнего бата, которые хорошо представлены в разрезе Урюнг-Тумус (не рассматривался выше).

Детальность предлагаемой инфразональной шкалы бата превышает таковую для Европейской России (рис. 2.4.4), но значительно уступает шкале Восточной Гренландии (рис. 2.4.5). В келловее ситуация обратная: детальность инфразонального деления келловее Северной Сибири уступает более чем в два раза таковой среднерусской шкалы, но превышает восточно-гренландскую.

В инфразональной шкале Северной Сибири выделяется 15 межрегионально коррелируемых уровня (МКУ, таб. 2.4.12) - биогоризонтов, прослеживаемых за пределами Северной Сибири по распространению вида-индекса или по остальным видам инфразонального комплекса. Из них 4 уровня (*cranocephaloide*, *elatmae*, *sublaeve rugosum*, "*durum*", *lahusenii*) выделяется только в двух регионах, 4 уровня (*variabile*, *infimum*, *calyx calyx*, *arcticoides*) - в трех регионах, и 5 уровней (*greenlandicus*, *ishmae ishmae*, cf. *tolype*, *stenolobum*, *nikitini*) - в четырех регионах, и 2 уровня (*falsum*, *sublaeve sublaeve*) - в пяти регионах. Остальные биогоризонты (*lenaense*, *calyx involutum*, *pseudofrearsi pseudofrearsi*, *pseudofrearsi latum*, *kniazevi*, *innocentii*) выделены по эндемичным видам или подвидам и имеют локальное распространение. Их корреляция проводится по положению или по гомеоморфным аналогам.

Таким образом, предлагаемое деление бата и келловее в Северной Сибири имеет весьма высокие корреляционные возможности. Из перечисленных регионов оно 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%), и в конце - Южной Аляски и Британской Колумбии (3 МКУ или 15%).

**Таблица 2.4.12.** Зональное и инфразональное деление бата и келловей Северной Сибири, принятое в данной работе. МКУ - межрегионально коррелируемые уровни. Стратотипические интервалы отмечены голубой заливкой.

подъярус	зона	биогоризонт		МКУ											
				З. Европа	Е. Россия	В. Гренландия	Ю. Аляска	Арк. Канада	Анабарский залив	Большой Бегичев	р. Чернохребетная	Оленекская протока	низовья р. Лены		
верхний келловей	Nikitini	c14	<i>Longaeviceras nikitini</i>						+				?		
		c13	<i>Longaeviceras lahuseni</i>							+					
средний келловей	Stenolobum	c12	<i>Cadoceras innocentii</i>										+		
		c11	<i>Longaeviceras stenolobum</i>							+	+	+			
нижний келловей	Milaschevici	c10	<i>Cadoceras arcticoides</i>							+	+	?			
		c9	<i>Cadoceras ex gr. durum</i>							+				?	
	Sublaeve	c8	<i>Cadoceras sublaeve rugosum</i>										+		
		c7	<i>Cadoceras sublaeve sublaeve</i>								+	+	+		
	Emelianzevi	c6	<i>Cadoceras emelianzevi</i>							+	+			?	
	Anabarensis	c5	<i>Cadoceras kniazevi</i>								+				
		c4	<i>Cadoceras cf. elatmae</i>								+				
		c3	<i>Cadoceras falsum</i>								+	+			?
		c2	<i>Cadoceras pseudofrearsi latum</i>								+				
c1	<i>Cad. pseudofrearsi pseudofrearsi</i>								+	+					
верхний бат	Calyx	b7	<i>Cadoceras calyx calyx</i>											+	
		b6	<i>Cadoceras calyx involutum</i>												
		b6	<i>Cadoceras infimum</i>												?
	Variable	b5	<i>Cadoceras lenaense</i>												+
b4		<i>Cadoceras variabile</i>												+	
средний бат	Cranocephaloide	b3	<i>Arcticoceras cranocephaloide</i>										?	+	
нижний бат	Ishmae	b2	<i>Arcticoceras ishmae ishmae</i>										+	+	
	Greenlandicus	b1	<i>Arctocephalites greenlandicus</i>											+	

Номенклатурное описание биостратонов Северной Сибири приводится в специальном разделе (гл. 2.7).

### 2.4.3. Южная Аляска

Келловей Южной Аляски занимает большую часть объема формации Чинитна, из которой описано большинство известных аммонитовых ассоциаций этого региона. Большая мощность слагающих формацию песчано-глинистых отложений (до полутора километров) и хорошая палеонтологическая охарактеризованность создают определенные предпосылки для ее подробного стратиграфического разделения. Тем не менее, на пути к этому существуют определенные трудности, не разрешенные и по сей день. Несмотря на большую видимую мощность келловей формации Чинитна, до сих пор неизвестно ни одного полного ее разреза. Ни одно из описанных местонахождений (localites) судя по



данным Р. Имлея (Imlay, 1975, фиг. 1) не превышает 5% мощности данной формации и в отдельности не способно дать достаточной информации для выделения или установления биостратонов даже в ранге подъяруса. Характерной особенностью стратиграфических исследований келловея Южной Аляски является существенное расхождение выводов по ярусному и зональному расчленению во всех имеющихся публикациях (Imlay, 1953b, 1975; Dettermann, Hartsock, 1966; Callomon 1984b и др.). Эти расхождения сильно затрудняют не только детальную (на уровне зон и подзон), но, даже, и подъярусную корреляцию межрегионального масштаба, в т.ч. и с европейским стандартом.

### Аммонитовая бионоация бата и келловея Южной Аляски

Первая попытка выделения биостратиграфического деления келловея Южной Аляски по аммонитам принадлежит Р. Имлею (Imlay, 1953b, табл. 5). В формации Чинитна и Шелихова он выделяет несколько взаимоперекрывающихся уровней с аммонитами, характеризующихся одним или комплексом различных родов. Всю формацию Чинитна он относит к келловею, в интервале европейских зон Koenigi - Coronatum.

**Табл. 2.4.13.** Распределение кардиоцератид в формации Чинитна восточнее района Кук Инлет по данным Detterman и Hartsock в обработке Имлея (Imlay, 1975, фиг. 2). Распространение аммонитов, обозначенных стрелками, проведено в соответствии с данными из района Нильчина гор Талкитна (по Arthur, Grantz, 1972 из указанной работы Имлея). Серой заливкой показано распространение видов. Число внутри заливки обозначает порядковый номер появления вида.

Imlay, 1953 (в обработке автора)		Imlay, 1953, 1962	Imlay, 1980, 1961, 1975	Callomon, 1984		
C. pomeroyense Ps. cf. crassicostatum	S. stenoloboide Ps. chinimense	Coronatum	Средний келловей	B10 Longaeviceras pomeroyense	Верхний Келловей	Peltoceras athleta - Longaeviceras keyserlingi
Ps. crassicostatum Ps. petelini Ps. schmidti						
C. kialagvikense S. striatum	C. glabrum	Jason	Нижний келловей	B8g Lilloettia stantoni	Cadoceras comma	Macrocephalites macrocephalus + Cadoceras elatmae
C. multiforme				Calloviense		
C. moffiti	Koenigi	B8e Cadoceras wosnessenskii	B8 Cadoceras comma			
C. chisikense		B8c Lilloettia lilloettensis		B8b Paracadoceras tonniense		
				B8a Kepplerites loganianus		

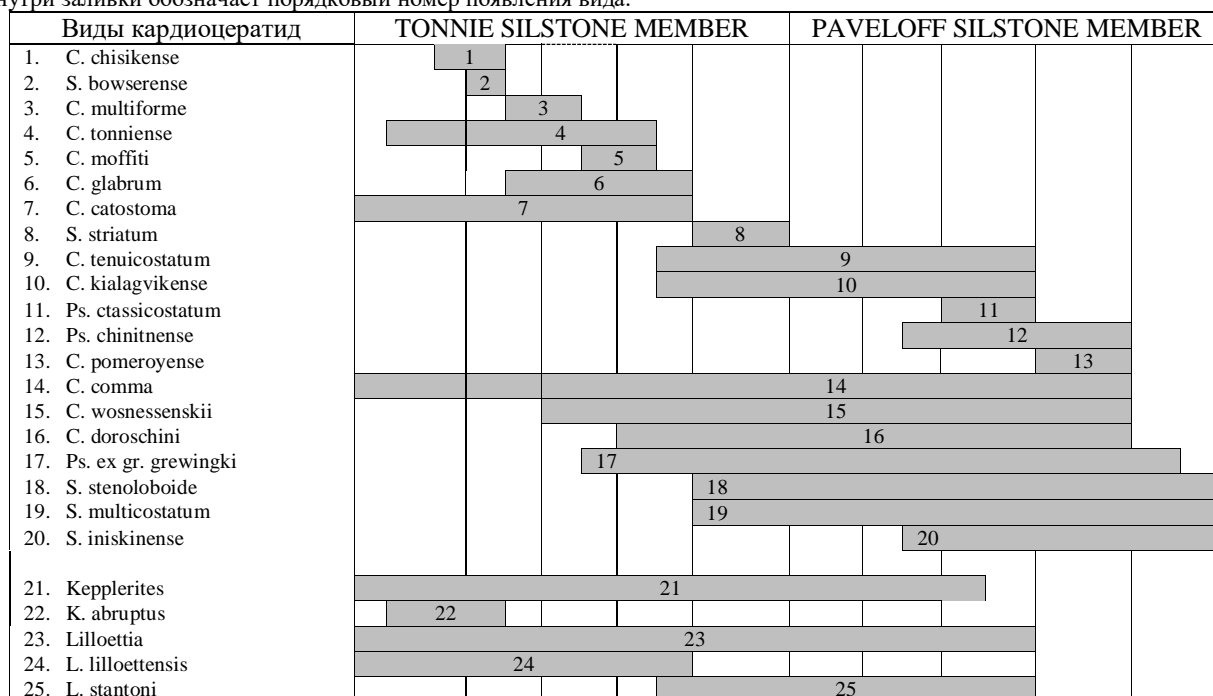
В более поздних работах Р. Имлея (Imlay, 1975, и др.) эта схема почти не изменилась (**табл. 2.4.13**), а принцип использования распространения родов (а не видов) для биостратиграфического расчленения остался неизменным.

В своей итоговой работе по бату и келловее Южной Аляски Р. Имлей (Imlay, 1975) впервые использует видовые названия для выделения двух зон - *Cadoceras catostoma* (с нижней подзоной *Iniskinites intermedius*) и *Cadoceras stenoloboide*. По мнению Имлея, каждая зона почти соответствует целому подъярису европейского стандарта - нижнему (первая зона) и среднему (вторая).

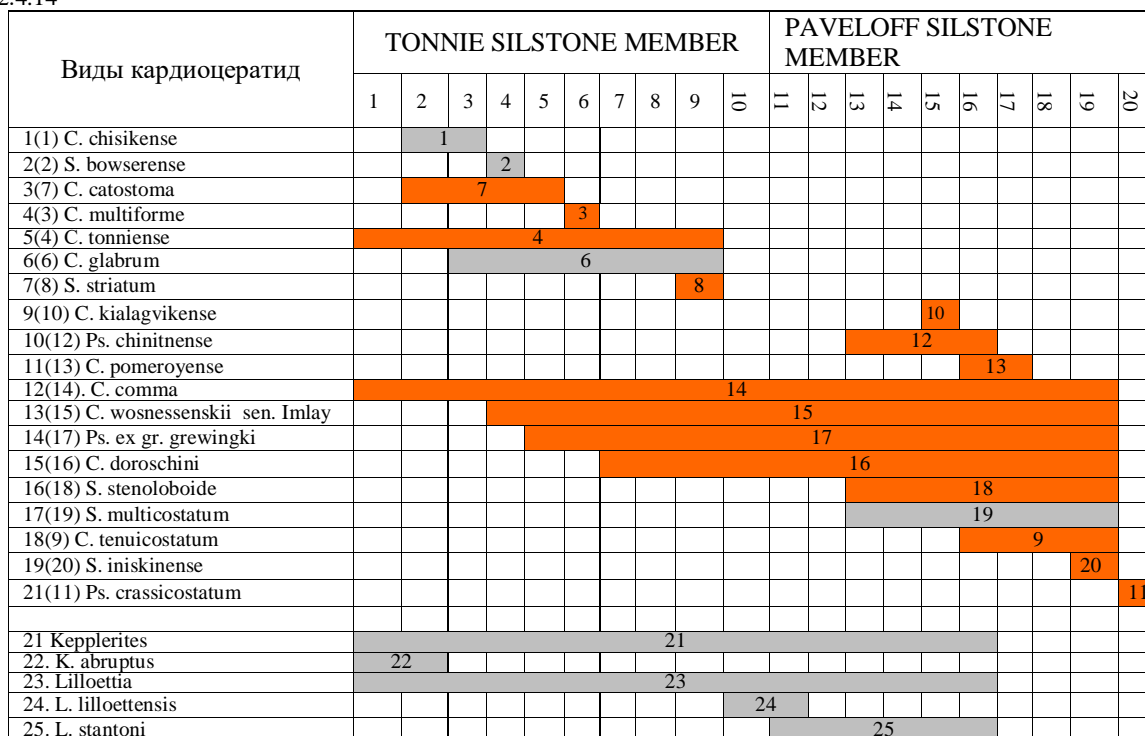
Более детальная стратиграфическая шкала верхней части средней юры была предложена в обобщающей работе Дж. Калломона по стратиграфии юры Северной Америки (Callomon, 1984b). В формации Чинитна Южной Аляски он выделяет 8 аммонитовых фаун, соотносимых со всеми тремя подъярусами келловее Европы (там же, фиг. 4, **таб. 2.4.13**, здесь). Предложенная шкала является не просто более детальной, чем шкала Имлея, а принципиально иной: выделение объемов, границ и индексация большинства фаунистических горизонтов Калломона находятся в противоречии с полевыми данными Имлея и других авторов. Поскольку Калломон самостоятельно изучал разрезы формации Чинитна (персональное сообщение), то это несоответствие можно объяснить расхождением результатов полевых наблюдений. К сожалению, эти результаты (в первую очередь описания разрезов) нигде не опубликованы, поэтому предложенная Калломона шкала до сих пор не подтверждена первичными полевыми данными. Последние содержатся только в работах Р. Имлея (Imlay, 1953, 1975), Р. Деттерманна, Дж. Хартсока, и А. Грантца, но, поскольку собраны, в основном, геологами-съемщиками, не решавших задачи детальной биостратиграфии (Callomon, 1984, p. 144), они не дают качественной информации о распределении аммонитов. Тем не менее, эти данные являются на сегодняшний день единственными полевыми описаниями бата и келловее формации Чинитна и Шелихова. Поскольку большинство находящихся в коллекциях и опубликованных аммонитов средней юры Южной Аляски привязано к разрезам, описанным вышеупомянутыми авторами, их первичные полевые наблюдения требуют внимательного переизучения.

Стратиграфические результаты представлены Имлеем в виде таблиц распространения всех видов аммонитов в пределах формаций Чинитна и Шелихова (Imlay, 1953, tab. 6, fig. 2; 1975, tab. 5, fig. 2,4-7). Эти данные *не были* им использованы в полной мере для стратиграфического расчленения средней юры, между тем, именно, они являются единственным пригодным для этого источником информации.

**2.4.14.** Распределение аммонитов в формации Чинитна восточнее района Кук Инлет по данным Detterman и Hartsock и (Arthur, Grantz, 1972) в обработке Имля (Imlay, 1975, фиг. 2). Серой заливкой показано распространение видов. Число внутри заливки обозначает порядковый номер появления вида.



**2.4.15.** Распределение аммонитов в формации Чинитна восточнее района Кук Инлет по данным Detterman и Hartsock в обработке Имля (Imlay, 1975, фиг. 1) в обработке автора. Группы аммонитовых местонахождений (localities) показаны цифрами: **1)** 21272, 3014, 22686, 3015, 21273, 21287, 22438, 21341, 22437, 21327, 21330, 21326, 22559, 20753, 22446, 22448, 20755, 2920, 3027; **2)** 22600, 22683, 22684, 21277, 21328, 20760, 21329, 21332; **3)** 22543, 21349, 21321, 21325, 22428; **4)** 20761, 21324, 22412, 22431, 22413, 22432; **5)** 22421, 21331, 22422, 22419; **6)** 21348, 22348, 21322, 22411, 22433; **8)** 22681, 21344, 22680, 22679, 21337, 21323, 22425; **9)** 21291, 27097, 21338, 21781, 21774, 20762; **10)** 22677, 21340, 22556, 22541, 22429, 22452, 20757, 22430, 22451, 20759; **13)** 21777, 21339, **15)** 22703; **16)** 21290, 21778, 20763, 22434; **17)** 2991, 22702, 21776, 21347; **18)** 22670, 22554, 22415, 22417; **19)** 22704, 21346, 22435; **20)** 2990, 21342, 26590, 3030, 11060. Серой заливкой показано распространение видов, положение которых соответствует схеме Имля, оранжевым цветом – изменившим свое положение после переработки. Число внутри заливки обозначает порядковый номер появления вида из рис. 2.4.14



При сравнении результатов анализа табличных данных в разных работах Имлея (Imlay, 1953b, tab. 6, 1975, fig. 1) наблюдаются значительные расхождения в распределении аммонитов в целом (таб. 2.4.14, 2.4.15) и в отдельности кардиоцератид (таб. 2.4.16).

В зональной шкале Имлея выделяемые им зоны *Cadoceras catostoma* и *Stenocadoceras stenoloboide* сомкнуты, в то время как биозоны видов-индексов разделены промежутком, соответствующим трем группа местонахождений (localities). В нашем варианте распространение обоих видов сокращается и включает меньшее число местонахождений. Особенно сильно сокращается биоцена *Cadoceras catostoma*, и, наоборот, увеличивается биоцена *C. tonniense*, объем которой соответствует всей нижней части формации Чинитна и занимает тот же интервал, как и биоцена *C. catostoma* в схеме Имлея.

**Табл. 2.4.16.** Соотношение аммонитовых комплексов в формации Чинитна восточнее района Кук Инлет по данным Determan и Hartsock по схеме Имлея (Imlay, 1975, fig. 2) и в настоящей работе. Гм – группы местонахождений.

ГМ	настоящая работа			вариант Имлея			
20	<i>Ps. crassicoatum</i>						
19	S. stenoloboide	<i>C. tenuicostatum</i>		S. stenoloboide			
18							
17						<i>C. pomeroyense</i>	
16		<i>Ps. chinimense</i>			<i>C. kialagvikense</i>		
15					<i>Ps. crassicoatum</i>		
14					<i>Ps. chinimense</i>		
13							
12							
11							
10							
9	C. tonniense	C. catostoma	<i>S. striatum</i>	C. catostoma	C. glabrum	<i>S. striatum</i>	
8							
7							
6							
5						<i>C. multiforme</i>	
4						<i>S. bowserense</i>	
3						<i>C. chisikense</i>	
2							
1							<i>C. tonniense</i>

Другим серьезным отличием обеих схем является положение биоцены вида *Pseudocadoceras crassicoatum* Iml. В варианте Имлея она расположена в середине зоны *Stenoloboide* под биоценой вида *C. pomeroyense* Iml., между тем в нашем варианте он располагается выше всех остальных видов формации Чинитна, выше биоцены *Stenoloboide*.

Причину наблюдаемых расхождений объяснить довольно трудно, тем более что Имлей основывал свои наблюдения на тех же самых полевых данных, которые представлены в его же работах. Аналогичные расхождения выявляются при анализе распределения аммонитов формация Шелихова в обеих работах Имлея, причем в более

поздней работе (Imlay, 1975) (таб. 2.4.18) эти данные сильно различаются с ранними (Imlay, 1953) (таб. 2.4.17, здесь).

Табл. 2.4.17. Распределение кардиоцератид и сопутствующих аммонитов формации Шелихова по данным таблицы 2 из работы Р. Имлея [Imlay, 1953].

Виды кардиоцератид	Нижняя треть	Средняя треть	Верхняя треть
1. <i>C. catostoma</i>		1	
2. <i>C. comma</i>		2	
3. <i>C. glabrum</i>		3	
4. <i>C. bathomphalum</i>	4		
5. <i>C. kialagvikense</i>	5		
6. <i>C. wosnessenskii</i>	6		
7. <i>S. iniskinense</i>		7	
8. <i>S. multicosatum</i>		8	
9. <i>Ps. crassicosatum</i>		9	
10. <i>Ps. schmidt</i>		10	
11. <i>C. tenuicostatum</i>	11		
12. <i>S. stenoloboide</i>		12	
13. <i>C. doroschini</i>		13	
14. <i>Ps. petelini</i>		14	
15. <i>Ps. ex gr. grewingki</i>		15	
16. <i>Lilloetti</i>	16		
17. <i>Kepplerites</i>	17		

Табл. 2.4.18. Распределение кардиоцератид и сопутствующих аммонитов формации Шелихова по данным фигуры 6 из работы Р. Имлея [Imlay, 1975].

Виды кардиоцератид	Нижняя треть	Средняя треть	Верхняя треть
5. <i>C. kialagvikense</i>	5		
4. <i>C. bathomphalum</i>	4		
1. <i>C. catostoma</i>		1	
3. <i>C. glabrum</i>	3		
6. <i>C. wosnessenskii</i>		6	
2. <i>C. comma</i>		2	
7. <i>S. iniskinense</i>		7	
11. <i>C. tenuicostatum</i>		11	
10. <i>Ps. schmidt</i>		10	
13. <i>C. doroschini</i>		13	
9. <i>Ps. crassicosatum</i>		9	
8. <i>S. multicosatum</i>		8	
12. <i>S. stenoloboide</i>		12	
14. <i>Ps. petelini</i>		14	
15. <i>Ps. ex gr. grewingki</i>		15	

Комплексы кардиоцератид формации Шелихова заметно беднее таковых формации Чинитна, однако корреляция ее с последней может несколько дополнить и уточнить распределение аммонитов (таб. 2.4.19). В основном эти изменения затрагивают внутреннее деление зоны *Stenoloboide*. Здесь, вместе с видом-индексом и другими *Stenocadoceras*, отмечены виды, неизвестные в формации Чинитна. Это три вида *Pseudocadoceras*, располагающиеся, примерно, в середине зоны. Одновременно отсутствуют три вида (*C. pomeroyense* Iml., *Ps. chinitnense* Iml., и *Ps. crassicosatum* Iml), встреченные в верхней части зоны *Stenoloboide* формации Чинитна. Это дает некоторые основания соотносить слои зоны *Stenoloboide* формации Шелихова с нижней половиной этой же зоны формации Чинитна.

**Табл. 2.4.19.** Соотношение аммонитовых комплексов формации Чинитна и Шелихова, принятое в настоящей работе. Желтой заливкой показаны комплексы формации Шелихова, расположение которых отличается от таковых в формации Чинитна.

Формация Чинитна			Формация Шелихова	
	<i>Ps. crassicostratum</i>			
<i>S. stenoloboide</i> <i>S. multicostratum</i>	<i>C. tenuicostatum</i>	<i>S. iniskinense</i>	<i>S. stenoloboide</i>	<i>S. multicostratum</i> <i>Ps. crassicostratum</i> <i>Ps. petelini</i>
		<i>C. pomeroyense</i>		
	<i>Ps. chinitnense</i>	<i>C. kialagvikense</i>		<i>C. doroschini</i> <i>Ps. schmidti</i>
				<i>S. iniskinense</i>
<i>L. lilloettensis</i>			<i>C. glabrum</i>	<i>C. comma</i> <i>C. wosnessenskii s. Iml.</i> <i>C. catostoma sensu Iml.</i>
<i>C. tonniense</i>	<i>C. glabrum</i>	<i>S. striatum</i>		<i>C. tenuicostatum</i>
		<i>C. multiforme</i>		
		<i>S. bowserense</i>		
		<i>C. kialagvikense</i> <i>C. bathomphalum</i>		
	<i>C. chisikense</i>			
<i>C. catostoma s. Iml.</i>				

На основании данных Имлея в келловее Ю. Аляски можно выделить 8-9 аммонитовых комплексов (фаун) и разделяющих их 2-3 интервала, не содержащих характерных аммонитов.

Стратиграфическая модель, предложенная Калломоном заметно отличается от схемы Имлея (таб. 2.4.20). Нижние 7 фаун, объединенных под названием "фауна В8 *Cadoceras comma*" отделены большим интервалом от фауны В9 *Stenocadoceras stenoloboide*, что является характерным отличием от схемы Имлея. Выше располагается фауна В10 *Longaeviceras pomeroyense*, также

отделенная интервалом от предыдущей фауны. Эти отличия, в целом, согласуются с пересмотренными здесь полевыми данными, но остальная схема Калломона существенно отличается. Сравнивая модель Калломона с принятой в данной работе интерпретацией полевых наблюдений североамериканских исследователей (табл. 2.4.20) видно, что несовпадение в распространении аммонитов затрагивает почти все виды. Так, биозона вида *C. comma* Iml., охватывающая почти всю формацию Чинитна, в схеме Калломона занимает только ее нижнюю часть. Более значительные расхождения видны в распространении видов *Keplerites abruptus* McLearn., *Lilloettia lilloettensis* Crick. и *L. stantoni* Iml.

В схеме Калломона, по сравнению с полевыми данными американских авторов, также наблюдается перемещение видов из верхних горизонтов келловее в нижние и наоборот. В первом случае это касается различных видов *Cadoceras* (*Protostenocadoceras*), таких как *C. kialagvikense* Iml., *C. tenuicostatum* Iml., *C. doroschini* Eichw., а во втором - видов рода *Stenocadoceras* - *S. striatum* Iml. и *S. bowserense* Iml.).

**Табл. 2.4.20.** Распределение аммонитов в келловее Южной Аляски по данным работ Калломона (1984), вверху, и Имлея (Imlay, 1975), с изменениями, внизу. Черной заливкой показаны стратиграфические интервалы, из которых изображены аммониты в (Imlay, 1953).

Callomon, 1984	B8 Cadoceras comma							B9	B10
	8a	8b	8c	8d	8e	8f	8g		
<i>C. tonniense</i>									
<i>C. harveyi</i>									
<i>C. brooxi</i>									
<i>C. glabrum</i> part.									
<i>C. wosnessenskii</i> sensu Imlay									
<i>C. catostoma</i>									
<i>C. glabrum</i>									
<i>C. comma</i> part.									
<i>C. comma</i>									
<i>C. wosnessenskii</i>									
<i>C. doroschini</i>									
<i>C. kialagvikense</i>									
<i>S. stenoloboide</i>									
<i>S. multicoatum</i>									
<i>S. bowserense</i>									
<i>S. striatum</i>									
<i>Ps. petelini</i>									
<i>C. pomeroyense</i>									
<i>Ps. crassicoatum</i> part.									
<i>Ps. chinitnense</i>									
<i>Keplerites</i>									
<i>K. abruptus</i>									
<i>K. cf. abruptus</i>									
<i>Lilloettia</i>									
<i>L. lilloetensis</i>									
<i>L. tipperi</i>									
<i>L. stantoni</i>									

Imlay, 1975 (с изменениями)	TONNIE SILSTONE MEMBER										PAVELOFF SILSTONE MEMBER									
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20
<i>C. chisikense</i>																				
<i>S. bowserense</i>																				
<i>C. catostoma</i>																				
<i>C. multiforme</i>																				
<i>C. tonniense</i>																				
<i>C. glabrum</i>																				
<i>S. striatum</i>																				
<i>C. kialagvikense</i>																				
<i>Ps. chinitnense</i>																				
<i>C. pomeroyense</i>																				
<i>C. comma</i>																				
<i>C. wosnessenskii</i>																				
<i>Ps. ex gr. grewingki</i>																				
<i>C. doroschini</i>																				
<i>S. stenoloboide</i> sensu Imlay																				
<i>S. multicoatum</i>																				
<i>C. tenuicoatum</i>																				
<i>S. iniskinense</i>																				
<i>Ps. crassicoatum</i>																				
<i>Keplerites</i>																				
<i>K. abruptus</i>																				
<i>Lilloettia</i>																				
<i>L. lilloetensis</i>																				
<i>L. stantoni</i>																				

По первичным полевым данным в келловее Южной Аляски можно выделить, как минимум, две крупные зоны (таб. 2.4.19): нижняя *C. tonniense* (соответствующая *C. catostoma* Имлея и *C. comma* Калломона) и верхняя - *S. stenoloboide*. Вид-индекс *C. tonniense* Iml. более удобен для обозначение нижней зоны келловее не только с биостратиграфических, но и номенклатурных соображений. Кадоцератины, отнесенные Имлеем к виду *C. catostoma* Romp. (Imlay, 1953b, pl. 34, fig. 1-14) являются макроконхами и кардинально отличаются от лектотипа Помпецкого (табл. 20, фиг. 3), поэтому рассматриваются здесь как самостоятельный вид *C. imlayi* nom. nov. Калломоном рассматривал данный вид как nomen dubium (Callomon, 1984b, p. 159), а его название

малопригодное для индексации зоны. В такой же степени непригоден для обозначения зоны вид *C. comma* Iml.

Незначительно уточняют, и одновременно запутывают, сводные данные американских специалистов (Poulton et al., 1993, p. 52) о распределении аммонитовых фаун в формации Чинитна. Согласно им, в обеих разновозрастных пачках (Tonnie Siltstone Member и Paveloff Siltstone Member) присутствуют одни и те же аммониты, такие как *Longaeviceras poteroiyense* и *Cadoceras stenoloboide* (средний келловей). При этом оба фаунистических горизонта (интервал 20-260 м ниже кровли Paveloff Siltstone Member) перекрываются с базальным нижнекелловейским горизонтом *Kepplerites loganianus* (150 м ниже кровли). Это заключение не соответствует картине распределения аммонитов в этих пачках по данным Имлея (Imlay, 1975) (таб. 2.4.15) и, вероятно, является проявлением какой-то технической ошибки.

### **Зональная и подзональная корреляция**

Одной из задач корреляции келловей Южной Аляски является точное определение ярусных и подъярусных границ. Имлей выделял здесь только два подъяруса келловей - нижний и средний, граница между которыми помещалась на разные уровни в разных работах. В ранних публикациях (Imlay, 1953b, 1962) она расположена несколько ниже слоев со *S. stenoloboide*, между уровнями со *S. striatum* и *C. glabrum* (таб. 2.2.8.). При этом он находил в нижнем келловее аналоги зон Koenigi и Calloviense, а в среднем - Jason и Cognatum. Свои выводы Имлей аргументировал распространением аммонитовых родов, встречающихся как на Ю. Аляске, так и в Европе (*Cadoceras*, *Paracadoceras*, *Gowericeras*, *Kepplerites* и др.), т.к. общих видов между этими регионами он не отметил. В поздних работах (Imlay, 1975, 1980, 1981) Имлей повышает границу между нижним и средним келловеем в середину зоны *Stenoloboide*, над слоями со *S. striatum*, причем принцип аргументации сохраняется.

Дж. Калломон (Callomon, 1984) выделяет все подъярусы келловей, причем все слои до зоны *Stenoloboide* он помещает в нижнюю половину нижнего келловей (таб. 2.4.13). Свои выводы он также аргументирует косвенным путем, т.к. не находит здесь общих видов с европейскими. Калломон подбирает местные видовые филогенетические аналоги к европейским и восточноренландским видам (например *P. breve* Blake - *P. harveyi* Crickmay) и на этом основании проводит корреляцию. Поскольку параллельные виды могут иметь разное стратиграфическое распространение, то использование их для целей



корреляции как одновозрастных может привести к ошибочным выводам. Возможно, это объясняет своеобразие выводов Калломона.

Зону *Stenoloboide* Калломон целиком соотносит с зоной *Jason* среднего келловея. Главный аргумент такого выбора также является косвенным и "основан на морфологически промежуточном положении *Stenocadoceras* между несомненно нижнекелловейской фауной B8(a)-(f), лежащей ниже, и верхнекелловейской фауной B10, расположенной выше" (ibid., p. 162). Фауна B10 с *Longaeviceras pomeroiyense* + *Ps. cras-sicostatum* partim выносится в зону *Athleta*, причем выбор этот определяется Калломоном как безошибочный (unmistakably). Калломон это решение не аргументирует, видимо, полагая присутствие *Longaeviceras* достаточным для этого основанием.

Таким образом, стратиграфические выводы Имлея и Калломона основаны, во многом, на косвенных доводах, т.е. на распространении общих родов или филогенетических фаз. К сожалению, этот метод до сих пор является наиболее подходящим для решения корреляционных задач, поскольку главным препятствием к точной корреляции является отсутствие качественных стратиграфических описаний, и, как следствие, условность моделей распространения аммонитов.

Незначительно уточнить картину распределения аммонитов могут результаты сравнительно-морфологических исследований аммонитов Южной Аляски и их аналогов в Европейской России, а также новые стратиграфические данные из других регионов Бореально-Тихоокеанской области и Северной Сибири. В первом случае выделение и сравнение морфогенетических аналогов видов различных параллельных град - А (*Cadoceras* (*Paracadoceras*)), В (*Cadoceras* (*Protolongaeviceras*)) - С. (*Protostenocadoceras*) и С (*Longaeviceras* - *Stenocadoceras*), (см. гл. 1.6) позволяет уточнить распространение некоторых видов (табл. 1.6.20). К таким видам относятся, в первую очередь, различные *Stenocadoceras*, такие как *S. bowserense*, *S. iniskinense*, *S. striatum*. Последний имеет самый молодой облик (рис. 1.6.33) и должен располагаться в кровле келловея формации Чинитна, выше биозон всех остальных стенокадоцерасов, в то время как в работах Имлея он расположен гораздо ниже. Аналогами *Stenocadoceras* являются ранние *Longaeviceras* (рис. 1.6.33, 1.6.34), что позволяет сопоставлять верхнюю часть зоны *Stenoloboide* с зоной *Coronatum* Европейской России. В пользу такого сопоставления свидетельствуют находки *Stenocadoceras* в зоне *Stenolobum* Северной Сибири, которая надежно сопоставляется с зоной *Coronatum* (см. выше).

Дополнительные данные, полученные из разрезов Британской Колумбии позволяют существенно уточнить корреляцию отдельных горизонтов келловея Южной Аляски (см. ниже).

#### 2.4.4. Британская Колумбия

**Северо-Западная Британская Колумбия** (бассейн Баузе - район оз. Баузе и хр. Скина).

Юрские отложения бассейна Баузе представлены в нижней части алевролитами и сланцами с линзами конгломератов (комплекс Тодагин, бат-келловой), а в верхней - песчаниками с линзами конгломератов (комплекс Мускабу, келловой-оксфорд). Аммонитовые горизонты келловея хорошо развиты в песчанистой толще. Их изучение, основанное на точных привязках к слоям разрезов (Friebold, Tipper, 1975; Tipper, 1993; Poulton, Hall, 1994; 2019; Evenchick et al., 2010; Hall, Poulton, 2012) позволяет существенно уточнить состав и смену аммонитовых комплексов келловея Бореально-Тихоокеанской области. В первую очередь это относится к кровле нижнего и основанию среднего келловея, где выявлена следующая последовательность фаун.

**Фауна 1** - *Xenosephalites bearpawensis*. Нижняя часть разреза горы Тодагин, верхняя часть комплекса Тодагин (Todagin, locality C-190404; C-190403, по Poulton, Hall, 2019). Преобладают эурицефалитины, но также найден экземпляр Pseudoperisphinctidae, очень близкий или идентичный *Choffatia recuperoi* Европы и Северного Кавказа:

**Табл. 2.4.21.** Определения аммонитов нижней части разреза горы Тодагин, изображенных в (Poulton, Hall, 2019) и возраст их бореально-атлантических и тетических аналогов.

определение в (Poulton, Hall, 2019)		определение, принятое в данной работе	викариат или аналог
<i>Lilloettia lilloetensis</i> Crickmay	р. 1, ф. 1-3,7,9	-//-	-
<i>Xenosephalites bearpawensis</i> Imlay	р. 2, ф. 1-13	-//-	-
<i>Choffatia</i> sp.	р. 3, ф. 6,7	<i>Choffatia</i> ex gr. <i>recuperoi</i> (Gemmellaro) juv.	<i>Choffatia recuperoi</i> (Gemmellaro) sensu Paichadze, 1973 (т. 25, ф. 2, 3) С. Кавказ, нижний келловой

**Фауна 2** - *Iniskinites cepoides*. Верхняя часть разреза горы Тодагин (Todagin, locality C-190402) и нижняя часть разреза горы Затия (Tsatia, locality C-177884), по Poulton, Hall, 2019) - верхняя часть комплекса Тодагин. Аммониты представлены эндемичными эурицефалитинами (*Lilloettia*, *Iniskinites*) и транзитными псевдоперисфинктидами субсредиземноморского или тетического типа (*Choffatia* и *Grossouvria*):

Табл. 2.4.22. Определения аммонитов верхней части разреза горы Тодагин, изображенных в (Poulton, Hall, 2019) и возраст их бореальтно-атлантических и тетических аналогов.

определение в (Poulton, Hall, 2019)		определение, принятое в данной работе	викариат или аналог	
<i>Lilloettia lilloetensis</i> Crickmay	р. 1, f. 4-6	<i>Lilloettia lilloetensis</i> Crickmay	-	
<i>Iniskinites cepoides</i> (Whiteaves)	р. 3, f. 1-5	<i>Iniskinites cepoides</i> (Whiteaves)	-	
<i>Choffatia</i> sp.	р. 3, f. 8-11	<i>Choffatia todaginensis</i> Hall et Poulton	<i>Choffatia radshense</i> (Djan.) (Топчишвили и др., 2006, т. 67, ф.1)	Грузия, н. келловей
<i>Homoeoplanulites todaginensis</i> Hall et Poulton	р. 4, f. 1, 2		<i>Choffatia cardoti</i> (Petitclerc) sensu Cox, 1988 (р. 9, f. 2,3; р. 10, f. 1)	Англия пз. Enodatum
			<i>Choffatia recuperoi</i> (Gemmellaro) sensu Cox, 1988 (р. 11, f. 1)	Англия пз. Enodatum
			<i>Choffatia cobra</i> (Waagen) sensu Bardhan et al., 2012, part. (f. 8-A)	Индия пз. Semilaevis
<i>Homoeoplanulites todaginensis</i> Hall et Poulton	р. 4, f. 3-8	<i>Grossouvria</i> aff. <i>sciutoi</i> (Gemmellaro)	<i>Grossouvria sciutoi</i> (Gemmellaro) ( <i>Choffatia recuperoi</i> sensu Cox, 1988, part. (р. 11, f. 2-4)	Англия пз. Enodatum

Псеудоперисфинктиды фауны 2 не отличаются от таковых фауны 1 и наиболее близки к видам, которые характеризуют в Западной и Центральной Европе, Северном Кавказе и Индии терминальные горизонты нижнего келловей: подзону Enodatum в Англии (Cox, 1988) и Европейской России (Киселев, 2001), подзону Semilaevis в Индии, Кач (Bardhan et al., 2002; 2012). Это подтверждает точку зрения Пултона и Холла на то, что эти слои следует относить к верхней части нижнего келловей.

Присутствие в обоих горизонтах *Lilloettia lilloetensis* позволяет их коррелировать со средней частью формации Чинитна на Ю. Аляске, располагающейся в кровле пачки Tonnie Silstone и подошве пачки Paveloff Silstone (таб. 2.4.20). Здесь может быть выделена самостоятельная зона *L. lilloetensis*, хорошо прослеживаемая в Бореально-Тихоокеанской области. В зоне могут быть выделено два биогоризонта *X. bearpawensis* и *I. cepoides*, которые соответствуют подзоне Enodatum Западной Европы.

Фауна 3 - *Stenocadoceras stenoloboide*. Нижняя часть комплекса Мускабу разреза горы Затия (Tsatia, C-187052, по Poulton et al., 1994; Hall, Poulton, 2012). Среди аммонитов эурицефалитины отсутствуют, а комплекс составляют уже эндемичные кадоцератины, транзитные псеудоперисфинктиды субсредиземноморского типа (*Choffatia* и *Grossouvria*), а также филлоцератиды:

Табл. 2.4.23. Определения аммонитов нижней части комплекса Мускабу из разреза горы Затия (Tsatia, C-187052), изображенных в (Hall, Poulton, 2012) и возраст их бореальтно-атлантических и тетических аналогов.

определение в (Hall, Poulton, 2012)		определение, принятое в данной работе	викариат или аналог	
<i>Cadoceras comma</i> Imlay	р. 1, f. 1-13	<i>Cadoceras</i> aff. <i>comma</i>	<i>Cadoceras</i> ( <i>Protolongaeviceras</i> ) <i>arcticoides</i>	Е. Россия

		Imlay	Kiselev et Meledina <i>Cadoceras (Cadoceras) bryocostilatum</i> Kiselev	зона Jason
<i>Cadoceras comma</i> Imlay	p. 1, f. 14-17	<i>Pseudocadoceras</i> aff. <i>crassicostatum</i> Imlay	-	
<i>Cadoceras (Stenocadoceras) stenoloboide</i> (Pompeckj)	p. 2, f. 1-11	<i>Stenocadoceras stenoloboide</i> (Pompeckj)	<i>Longaeviceras praestenolobum</i> Kiselev et Meledina <i>Longaeviceras stenolobum</i> (Eichwald) emend (Nikitin)	Е. Россия зона Coronatum
<i>Cadoceras (Stenocadoceras) stenoloboide</i> (Pompeckj)	p. 3, f. 12-18	<i>Pseudocadoceras</i> cf. <i>schmidti</i> sensu Imlay	-	
<i>Indosphinctes tsatiaensis</i> var. <i>latus</i> Hall, Poulton	p. 3, f. 1-3	<i>Choffatia tsatiaensis</i> (Hall et Poulton)	<i>Choffatia neumayri</i> (Siemiradzki) (Mangold, 1970, f. 114)	Польша келловей
			<i>Choffatia cobra</i> (Waagen) sensu Bardhan et al., 2012, part. (f. 8-H)	Индия зона Anceps
<i>Indosphinctes tsatiaensis</i> var. <i>latus</i> Hall, Poulton	p. 3, f. 4-6	<i>Grossouvria (Okaites)</i> ex gr. <i>mosquensis</i> (Fischer)	<i>Grossouvria (Okaites) mosquensis</i> (Fischer) sensu Siemiradzki, 1899 (t. 21, f. 13)	Е. Россия зона Jason
			<i>Grossouvria (Okaites) mosquensis</i> (Fischer) var. <i>polonica</i> (Siemiradzki) (Siemiradzki, 1899, t. 21, f. 14)	Польша келловей
			<i>Grossouvria (Okaites) pseudomosquensis</i> (Siemiradzki) sensu Kiselev, 2001 (Киселев, 2001, т. 8, ф. 1,2)	Е. Россия зона Jason
			<i>Grossouvria (Okaites) pseudomosquensis</i> (Siemiradzki) (Siemiradzki, 1894, t. 11, f. 4)	Польша келловей
			<i>Grossouvria kontkiewiczzi composita</i> (Pfaehler-Erath) (Mangold, 1970, p. 15, f. 6)	Франция зона Jason
<i>Indosphinctes tsatiaensis</i> var. <i>angustus</i> Hall, Poulton	p. 3, f. 7, 8	<i>Choffatia</i> aff. <i>tsatiaensis</i> (Hall et Poulton)	<i>Choffatia waageni</i> (Teisseyre) (Fischer, 1994, pl. 64, f. 1)	Франция зона Jason
			<i>Choffatia psudofunata</i> (Teisseyre) (Лагузен, 1883, т. 8, ф. 11)	Е. Россия ср. келловей
<i>Indosphinctes tsatiaensis</i> var. <i>angustus</i> Hall, Poulton	p. 3, f. 9-13	<i>Grossouvria</i> aff. <i>meridionalis</i> (Siemiradzki)	<i>Grossouvria meridionalis</i> (Siemiradzki) (Siemiradzki, 1894, t. 39, f. 3)	Польша келловей

Большинство из аммонитов этого комплекса представлено формами, таксономически близкими (а иногда почти тождественными) видам среднего келловей Бореально-Атлантической области. При этом кадоцератины имеют аналоги (викариаты или возможные синонимы) из Европейской России, псеудоперисфинктиды - различных регионов Европы. Среди кадоцератин наиболее специфичны *Stenocadoceras stenoloboide*, поэтому их аналоги имеют лишь частичное сходство (на отдельных стадиях развития) и для корреляции имеют меньшее значение. В большей мере близка среднерусским видам выборка *Cadoceras* aff. *comma* Imlay, некоторые экземпляры из которой почти неотличимы от *Cadoceras bryocostilatum* Kiselev (рис. 2.4.6). Последний известен только из среднего келловей (зона Jason, подзоны Medea) окрестностей Рыбинска. Не исключено, что это один и тот же вид, для которого среднерусский регион является аллохтонной частью ареала.

Псеудоперисфинктиды того же комплекса, относимые здесь к *Choffatia* и *Grossouvria*, включают виды, аналоги которых описаны, преимущественно, из нижней части среднего келловей - зоны Jason Европейской России и Западной Европы и зоны Anceps Южной Европы. В этой связи не вызывает сомнения среднекелловейский возраст данного комплекса. Слои нижней части комплекса Мускабу должны быть отнесены к низам зоны Stenoloboide, эквивалентной зоне Jason стандарта Европы. Более высокие горизонты зоны, известные на Южной Аляске, в Британской Колумбии не описаны.



**Рис. 2.4.6.** Экземпляры *Cadoceras* (*Cadoceras*) ex. gr. *bryocostilatum* Kiselev из нижней части среднего келлового Европейской России (Рыбинск, зона Jason) и Британской Колумбии (= *Cadoceras comma* Imlay: Hall, Poulton, 2012, pl. 1, fig. 9, 10; зона *Stenoloboide*), вероятно, принадлежащие одному виду.

Таким образом, в нижнем-среднем келловее северо-западной части Британской Колумбии достоверно может быть выделена последовательность из двух зон и трех биогоризонтов: зона *Lilloettensis* с биогоризонтами *bearpawensis* и *cepoides*, и зона *Stenoloboide*, включающая базальный биогоризонт *stenoloboide*.

Верхний келловей в бассейне Баузе известен из разрезов бассейна р. Хэйзелтон, где Г. Фребольдом и Х. Типпером (Frebald, Tipper, 1975) описан комплекс кардиоцератид из двух видов, определенных авторами как *Quenstedtoceras* (*Lamberticeras*) *henrici* Douville, *Q.* (*Lamberticeras*) *henrici* Douville var. *brasili* Douville и *Q.* (*Lamberticeras*) *intermissum* Buckman. По изображениям экземпляров видно, что они действительно принадлежат к *Lamberticeras* ex. gr. *henrici*, однако их определение нуждается в уточнении.

Данный комплекс состоит из настоящих квенштедтоцератин зоны *Lamberti*, что представляет редкий пример присутствия хорошо определяемых бореально-атлантических видов в восточной части Арктической области (**таб. 2.4.24**). В комплексе преобладают виды, описанные в бассейне р. Печоры (Репин, 2002; Репин и др., 2006) и в Центральной России, характеризующие основание зоны *Lamberti* - подзону *Henrici*, которые могут быть установлены в местной региональной шкале.

**Табл. 2.4.24.** Определения кардиоцератид верхнего келлового окрестностей р. Хэйзелтон из (Frebald, Tipper, 1975).

первичное определение	фигура	определение, принятое в данной работе
<i>Quenstedtoceras</i> ( <i>Lamberticeras</i> ) <i>henrici</i> Douville	p. 1, f. 1	<i>Quenstedtoceras adzyvomense</i> Repin
<i>Quenstedtoceras</i> ( <i>Lamberticeras</i> ) <i>henrici</i> Douville	p. 1, f. 2	<i>Quenstedtoceras adzyvomense</i> Repin

<i>Quenstedtoceras (Lamberticeras) henrici</i> Douville	p. 1, f. 3	<i>Quenstedtoceras adzvavomense</i> Repin
<i>Quenstedtoceras (Lamberticeras) henrici</i> Douville	p. 1, f. 4	<i>Quenstedtoceras cf. adzvavomense</i> Repin
<i>Quenstedtoceras (Lamberticeras) henrici</i> Douville var. <i>brasili</i> Douville	p. 1, f. 5	<i>Quenstedtoceras adzvavomense</i> Repin morpha <i>pechoricum</i> Repin
<i>Quenstedtoceras (Lamberticeras) henrici</i> Douville var. <i>brasili</i> Douville	p. 1, f. 6	<i>Quenstedtoceras cf. intermissum</i> Buckman
<i>Quenstedtoceras (Lamberticeras) henrici</i> Douville var. <i>brasili</i> Douville	p. 1, f. 7	<i>Quenstedtoceras cf. intermissum</i> Buckman
<i>Quenstedtoceras (Lamberticeras) intermissum</i> Buckman	p. 1, f. 8	<i>Lamberticeras cf. lambertiforme</i> Repin
<i>Quenstedtoceras (Lamberticeras) intermissum</i> Buckman	p. 1, f. 9	<i>Quenstedtoceras cf. intermissum</i> Buckman
<i>Quenstedtoceras (Lamberticeras) intermissum</i> Buckman	p. 1, f. 10	<i>Lamberticeras lambertiforme</i> Repin
<i>Quenstedtoceras (Lamberticeras) intermissum</i> Buckman	p. 1, f. 11	<i>Quenstedtoceras cf. intermissum</i> Buckman

### **Юго-Западная Британская Колумбия**

Келловейские отложения в юго-западной части Британской Колумбии описаны в районе озер Харрисон (Harrison Lake), Тисако (Taseko Lake), реки Ничако (Nechako River) и о. Ванкувер (Crickmay, 1925; 1930; Frebold, Tipper, 1967; Arthur et al., 1993). Они относятся к формации Mysterious Creek, выделенной в диссертации Колина Крикмэя (Crickmay, 1925) на западном побережье озера Харрисон между ручьями Mysterious Creek и Hale Creek. Здесь, в низовьях ручья Хэйл (разрез 12) Крикмэем были описаны первые кадоцератины *Paracadoceras harveyi* и *Cadoceras brooksi* (Crickmay, 1930, pl. 16, fig. 1-5), а в верховьях ручья Мистерьюс (разрез 15) - эурицефалитина *Lilloettia lilloetensis* (Crickmay, 1930, pl. 18, fig. 1-4). В разрезе 12 им отмечался комплекс следующих видов: *Paracadoceras harveyi* Crickmay, *Cadoceras catostoma* Pompeckj, *C. schmidti* Pompeckj, *C. brooksi* Crickmay. В тексте (ibid., p. 39) указано, что данный разрез находится на ручье Дир (Deer Creek), но на карте (ibid., p. 36, fig. 1) его положение отмечено на ручье Хэйл. Данное уточнение весьма важно для сравнения с данными, полученными позднее другими исследователями.

Отложения рассматриваемого возраста представлены толщей литологически разнообразного состава (конгломераты, пески, алевроиты и известняки, но с преобладанием алевроитов), мощностью до 140 метров. Толща окаймлена сверху и снизу пачками конгломератов. Изучение аммонитов в данной формации Г.Фребольдом и Г. Типпером (Frebold, Tipper, 1967) позволило выделить в ней две аммонитовые зоны: *Pseudocadoceras grewingki* и *Lilloettia lilloetensis*, которые они отнесли к среднему келловью. Первая зона (нижняя) охарактеризована, в основном, кадоцератинами, а вторая - эурицефалитинами, видами рода *Lilloettia* (таб. 2.4.25).

**Табл. 2.4.25.** Видовой состав аммонитовых комплексов келловья Юго-Западной Британской Колумбии в зонах, выделенных Фребольдом и Типпером (Frebold, Tipper, 1967). Заглавными буквами

обозначены области местонахождений: HL - Harrison Lake; TL - Taseko Lake; NR - Nechako River; VI - Vancouver Island).

Зона Grewingki		Зона Lilloettensis	
HL	<i>Cadoceras harveyi</i> (Crickmay)	HL, TL	<i>Lilloettia lilloettensis</i> Crickmay
HL	<i>Cadoceras catostoma</i> Imlay	HL	<i>L. mertonyarwoodi</i> Crickmay
HL	<i>Cadoceras brooksi</i> Crickmay	HL	<i>L. buckmani</i> (Crickmay)
TL	<i>Stenocadoceras striatum</i> (Iml.)	NR	<i>L. tipperi</i> Freb.
TL	<i>S. cf. striatum</i> Iml.	VI	<i>Cadoceras doroschini</i> (Eichwald)
TL	<i>S. cf. iniskinense</i> Iml.		
TL	<i>Pseudocadoceras petelini</i> (Pomp.)		
HL	<i>Ps. grewingki</i> (Pomp.)		
TL	<i>Ps. aff. grewingki</i> (Pomp.)		
HL	<i>Ps. schmidtii</i> (Pomp.)		

Сравнивая эти аммонитовые комплексы с южноаляскинскими, фаунистически однотипными, следует отметить, что зона Grewingki представлена видами, имеющими разный возраст. Более древние из них происходят целиком из района Harrison Lake, что позволяет предполагать, что это, действительно, отдельный комплекс аммонитов, отличный из ассоциации из района Taseko Lake. Поэтому следует считать, что зона Grewingki состоит из двух частей: нижней с *Cadoceras catostoma* и верхней со *Stenocadoceras striatum*, что, в целом, совпадает с составом и распределением аммонитовых комплексов в келловее Южной Аляски.

Изучение келловее в типовой местности формации Mysterious Creek озера Харрисон Э.Дж. Артуром (Arthur, 1987; Arthur et al., 1993) позволило охарактеризовать комплекс аммонитов из тех же самых слоев типовых местонахождений первых кадоцератин и эурицефалитин, что были описаны Крикмэем. Так, в разрезе 17 на ручье Хэйл (в 300 м западнее разреза 12, отмеченного Крикмэем) был упомянут следующий комплекс аммонитов: *Lilloettia tipperi* Frebald, *Cadoceras comma* Imlay, *Cadoceras (Paracadoceras) cf. tonniense* Imlay, *Pseudocadoceras grewingki* Pompekj. Выше этих слоев в разрезах на ручье Хэйл и в его окрестностях (разрезы 17а, 18, 26) видовой состав меняется: найдены *Lilloettia lilloettensis* Crickmay, *Cadoceras comma* Imlay, *Cadoceras sp.*, *Pseudocadoceras grewingki* Pompekj *Ps. cf. catostoma* Pompekj. Стратиграфическое соотношение слоев с этими фаунами автор определяет неодинаково: в одном месте текста он их считает эквивалентными и изохронными, в другом - разновозрастными и соотносит с различными фаунистическими горизонтами Калломона (B8c и B8e). Тем не менее, в сводной таблице (fig. 25) они расположены в различных горизонтах: к основанию формации Mysterious Creek относится фауна разреза 17 (с *Lilloettia tipperi*), а выше - фауна разрезов 17а и выше (с *Lilloettia lilloettensis*).

Приведенные данные показывают, что в подошве формации Mysterious Creek самые древние слои относятся к нижнему келловей, подстилаемому тоаром формации Harrison Lake. Аммониты, впервые описанные Крикмеем, соответствуют базальному аммонитовому комплексу из работ Артура. Поэтому, с учетом имеющихся данных диагностика аммонитов из разрезов типовой местности формации Mysterious Creek, описанных в различных работах, нуждается в уточнении (таб. 2.4.26).

Табл. 2.4.26. Виды кадоцератин из разрезов келловей в районе оз. Харрисона, изображенные в различных работах, и их идентификация.

первичное определение	разрез	публикация	определение, принятое в данной работе
<i>Paracadoceras harveyi</i> Crickmay	12	HT - Crickmay, 1930, p. 16, f. 1,2	<i>Cadoceras (Paracadoceras) harveyi</i> Crickmay morpha <i>harveyi</i>
<i>Paracadoceras harveyi</i> Crickmay	12	HT - Imlay, 1953, p. 43, f. 12	<i>Cadoceras (Paracadoceras) harveyi</i> Crickmay morpha <i>harveyi</i>
<i>Cadoceras brooksi</i> Crickmay	12	HT - Crickmay, 1930, p. 16, f. 3-5	<i>Cadoceras (Paracadoceras) brooksi</i> Crickmay
<i>Cadoceras comma</i> Imlay	17	Arthur et al., 1993, p. 4, f. 1	<i>Cadoceras (Paracadoceras) brooksi</i> Crickmay juv.
<i>Cadoceras comma</i> Imlay	17	Arthur et al., 1993, p. 3, f. 10	<i>Cadoceras (Paracadoceras) harveyi</i> Crickmay
<i>Cadoceras comma</i> Imlay	17	Arthur et al., 1993, p. 5, f. 1	<i>Cadoceras (Paracadoceras) harveyi</i> Crickmay
<i>Cadoceras comma</i> Imlay	17	Arthur et al., 1993, p. 5, f. 2	<i>Cadoceras (Paracadoceras) harveyi</i> Crickmay juv.
<i>C. (Paracadoceras) tonniense</i> Imlay	17	Arthur et al., 1993, p. 5, f. 6	<i>Cadoceras (Paracadoceras) brooksi</i> Crickmay
<i>C. (Paracadoceras) tonniense</i> Imlay	17	Arthur et al., 1993, p. 5, f. 7	<i>Cadoceras (Paracadoceras) brooksi</i> Crickmay
<i>C. (Paracadoceras) tonniense</i> Imlay	17	Arthur et al., 1993, p. 5, f. 8	<i>Cadoceras (Paracadoceras) brooksi</i> Crickmay
<i>C. (Paracadoceras) tonniense</i> Imlay	17	Arthur et al., 1993, p. 5, f. 9	<i>Cadoceras (Paracadoceras) sp. juv.</i>
<i>Cadoceras (Pseudocadoceras) growingki</i> Pompeckj	17	Arthur et al., 1993, p. 6, f. 1	<i>Pseudocadoceras aff. schmidti</i> (Pompeckj)
<i>Cadoceras (Pseudocadoceras) growingki</i> Pompeckj	17	Arthur et al., 1993, p. 6, f. 2	<i>Pseudocadoceras aff. schmidti</i> (Pompeckj)
<i>Cadoceras (Pseudocadoceras) growingki</i> Pompeckj	17	Arthur et al., 1993, p. 6, f. 3	<i>Pseudocadoceras aff. schmidti</i> (Pompeckj)
<i>Cadoceras (Pseudocadoceras) growingki</i> Pompeckj	17	Arthur et al., 1993, p. 6, f. 4	<i>Pseudocadoceras aff. schmidti</i> (Pompeckj)
<i>Cadoceras (Pseudocadoceras) growingki</i> Pompeckj	17	Arthur et al., 1993, p. 6, f. 5	<i>Pseudocadoceras aff. schmidti</i> (Pompeckj)
<i>Cadoceras (Pseudocadoceras) cf. catostoma</i> Pompeckj	18	Arthur et al., 1993, p. 5, f. 5	<i>Pseudocadoceras aff. catostoma</i> (Pompeckj)
<i>Cadoceras comma</i> Imlay	26	Arthur et al., 1993, p. 3, f. 9	<i>Cadoceras (Paracadoceras) sp. juv.</i>
<i>Cadoceras comma</i> Imlay	41	Arthur et al., 1993, p. 5, f. 3	<i>Cadoceras (Paracadoceras) cf. harveyi</i> Crickmay
<i>Cadoceras comma</i> Imlay	41	Arthur et al., 1993, p. 5, f. 4	<i>Cadoceras (Paracadoceras) cf. harveyi</i> Crickmay

Диагностика аммонитов показывает, что нижний келловей в районе озера Харрисон относится к его самой базальной части и содержит, в основном, кадоцератин *C. (Paracadoceras) harveyi* и *C. (P.) brooksi*, близких к аммонитам слоев с *C. (P.) tonniense* Iml. на Южной Аляске. Имеющийся материал достаточно скуден, чтобы на его основе производить какое-бы то ни было более детальное биостратиграфическое расчленение в данном районе.

Аммонитовая фауна Taseko Lake, представленная различными *Stenocadoceras* и *Pseudocadoceras petelini* (Pomp.) принадлежат зоне Stenoloboide, т.е. является среднекелловейской. Предположение о принадлежности этой зоны к верхам нижнего келловей (Arthur et al., 1993, стр. 15) из-за нахождения в ней *Ps. growingki* (Pomp.), представляется ошибочным, поскольку «*Ps. growingki*» является, во многом,



искусственным таксоном, к которому большинство авторов относят всех поздних разновозрастных *Ps. (Costacadoceras)*. По этой причине зону Grewingki» желательно не использовать до завершения ревизии вида-индекса.

---

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. 2.4.27). 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 здесь не рассматривается, поскольку строится на эндемичных родах, почти не имеющих аналогов в Бореально-Атлантической области.

**Таблица 2.4.27.** Зональное и инфразональное деление келловее 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		<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		<i>Xenoccephalites bearpawensis</i>		+			
		Koenigi		Слой с <i>C. wosnessenskii</i>						
		Subpatruus		Tonniense	Слой с <i>Cadoceras</i> spp.					
		Elatmae			<i>Cadoceras harvei</i>	+			+	

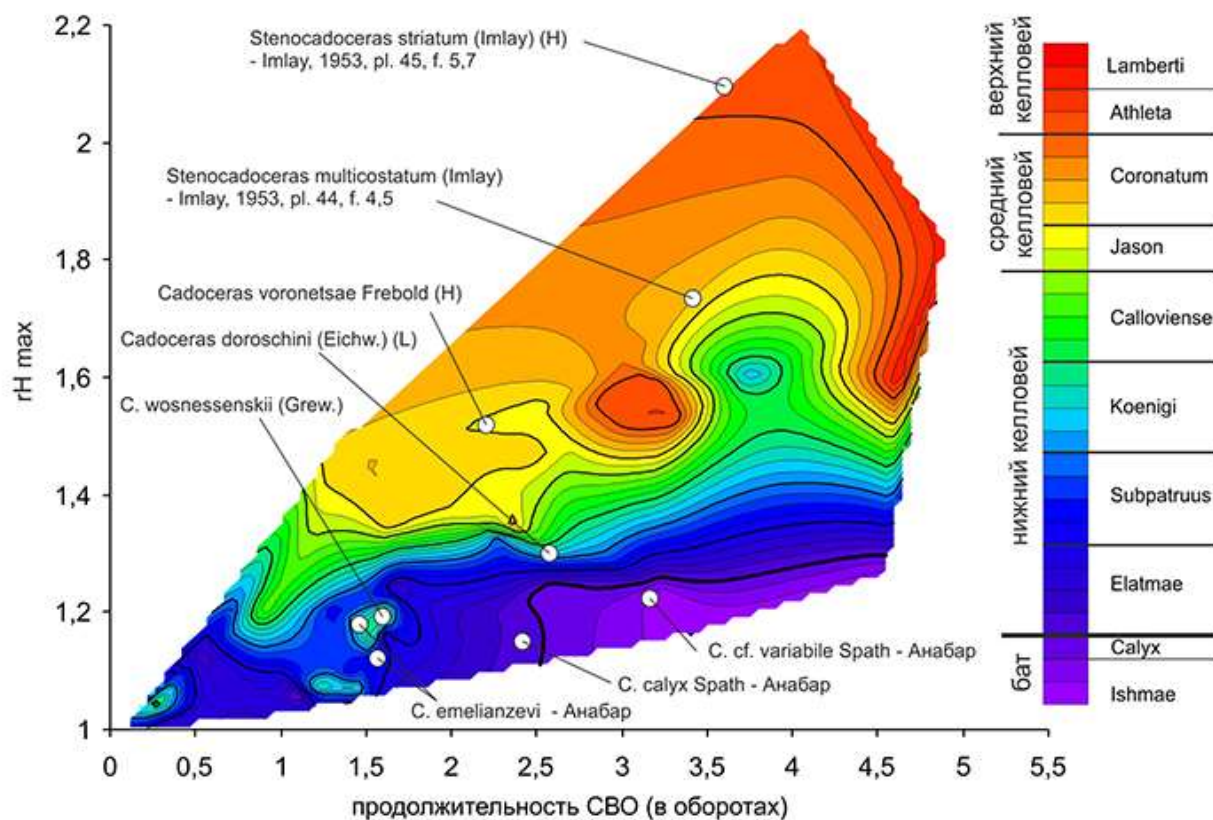
**Зона Tonniense** (вид-индекс *C. (Paracadoceras) tonniense* Imlay, 1953, возможный младший синоним *C. (P.) harvei* Crickmay, 1930) - базальная зона нижнего келловее, соответствующая нижней трети зоны Catostoma Imlay, 1975 и зоны Comma Callomon, 1984. В нижней части характеризуются, в основном, видами *Cadoceras (Paracadoceras)*, такими как вид-индекс, *C. (P.) harvei* Crickmay, *C. (P.) brooksi* Crickmay, *C. (P.) chisikense* Imlay, *C. (P.) multiforme* Imlay, *C. (P.) glabrum* Imlay, а также *C. (?Catacadoceras) imlayi* nom. nov., *Pseudocadoceras aff. catostoma* (Pompeckj), *Ps. aff. schmidti* (Pompeckj). Слои, содержащие

такой комплекс, залегают в основании формаций Чинитна Южной Аляски и Мистерьос Крик Британской Колумбии, и выделяются в *биогоризонт* *C. harvei*. По присутствию *C. (Paracadoceras)* он соответствует зоне Elatmae Европейской России и зоне Anabarensis Северной Сибири.

Верхняя часть зоны Tonniense не имеет устойчивой палеонтологической характеристики, поэтому здесь выделяются только **слои с *Cadoceras spp.*** Они соответствуют средней части Tonnie Silstone Member формации Чинитна и средней и верхней части формации Мистерьос Крик. В видовом комплексе из кадоцератин присутствуют, в основном, *C. (P.) comma* Imlay, возможно, *C. (P.) glabrum* Imlay и, вероятно, *Pseudocadoceras cf./aff. grewingki* (Pompeckj), описанные в работах Имлея. Но выраженных характерных палеонтологических реперов эти слои не имеют. Соответствуют по положению зоне Subpatruus Европейской России.

**Слои с *C. wosnessenskii*** соответствуют верхней части Tonnie Silstone Member формации Чинитна (группы разрезов 7-9 в **таб. 2.4.20**). Здесь впервые появляются и преобладают виды *Cadoceras (Protostenocadoceras)*, такие как *C. (Pr.) wosnessenskii* (Grewingk), *C. (Pr.) wosnessenskii* (Grewingk) sensu Imlay, 1953 и *C. (Pr.) doroschini* (Eichwald). По данным Имлея эти виды распространены и выше, в большей части интервала формации Чинитна (группы разрезов 4-19 в **таб. 2.4.20**), но их присутствие в этом интервале нуждается в подтверждении. Слои с *C. wosnessenskii* по положению эквивалентны зоне Koenigi и нижней части зоны Calloviense Европейской России, в которых распространены их аналоги-викариаты рондицерасовой группы кадоцератин (*C. (Cadoceras) tolype* Buckman, *C. (C.) sokolovi* Kiselev и др.). Дополнительным подтверждением такой корреляции являются результаты определения стратиграфического возраста лектотипа *C. (Pr.) doroschini* и топотипа *C. (Pr.) wosnessenskii* по морфогенезу, который дали близкий возраст по шкале Е. России - средняя часть зоны Koenigi - низы зоны Calloviense (**рис. 2.4.7**).

**Зона Lilloettensis** (вид-индекс *Lilloettia lilloettensis* Crickmay, 1930) хорошо охарактеризована эндемичными эурицефалитинами, включая вид-индекс, и аналогами транзитных субсредиземноморских видов *Choffatia cardoti* (Petitclerc), *Ch. recuperoi* (Gemmellaro), *Ch. cobra* (Waagen) и *Grossouvria sciutoi* (Gemmellaro). Их присутствие позволяет уверенно сопоставлять эту зону с подзоной Enodatum Англии и Европейской России, зоной Patina субсредиземноморской Европы и подзоной Semilaevis Индии (Кач). Зона занимает среднюю часть формации Чинитна на Южной Аляске (группы разрезов 10,11 в **табл. 2.4.20**) и верхнюю часть комплекса Тодагин в Северо-Западной Британской Колумбии.



**Рис. 2.4.7.** Определение стратиграфического возраста нескольких экземпляров высокоротационных (*C.* Сибири, Ю. Аляски и Арктической Канады) кадоцератин с помощью трехмерной картины, показывающей зависимость между ключевыми морфогенетическими параметрами раковины (продолжительность стадии высоких оборотов (СВО) и максимальная относительная высота оборота (rH-max)) и стратиграфическим возрастом кардиоцератид бата-келловей. Картина построена на основе изучения морфогенеза бореально-атлантических таксонов, чей возраст надежно установлен в единицах инфразональной биостратиграфической стандартной шкалы Европейской России.

В последней зона может быть разделена на биогоризонты по эурицефалитинам. Нижний **биогоризонт** *bearpawensis* (вид-индекс *Xenoccephalites bearpawensis* Imlay, 1953) содержит вид-индекс, *Lilloettia lilloetensis* Crickmay, *Choffatia ex gr. recuperoi* (Gemmellaro). В верхнем **биогоризонте** *cepoides* (вид-индекс *Iniskinites cepoides* (Whiteaves), 1876) присутствуют кроме вида-индекса, *Lilloettia lilloetensis* Crickmay, *Choffatia todaginensis* Hall et Poulton и *Grossouvria aff. sciutoi* (Gemmellaro).

**Зона Stenoloboide Imlay, 1975** (вид-индекс *Stenocadoceras stenoloboide* Pompekj, 1900) в полном объеме присутствует на Южной Аляске, где занимает верхнюю часть формации Чинитна (группы разрезов 13-20 в таб. 2.4.20), а в Британской Колумбии представлена фрагментарно. Характеризуется различными эндемичными видами *Stenocadoceras*, *Cadoceras* (*Protostenocadoceras*), *C.* (*Protolongaeviceras*), *Pseudocadoceras*. В зоне могут выделены два биогоризонта: *stenoloboide* и *pomeroyense*.

**Биогоризонт *stenoloboide* Callomon, 1984** (вид-индекс *Stenocadoceras stenoloboide* Imlay, 1953) выделяется в основании Paveloff Silstone Member формации Чинитна (группы разрезов 13-15 в таб. 2.4.20) и средней части формации Шелихова на Южной Аляске и представлен разнообразными кадоцератинами: вид-индекс, *Stenocadoceras multicostatum* Imlay (предположительно), *Cadoceras* aff. *comma* Imlay, *C. (Protostenocadoceras) spp.*, *Pseudocadoceras chinitnense* Imlay, *Ps. petelini* Pompeckj, а также *Lilloettia stantoni* Imlay. Присутствие некоторых видов в данном комплексе потребует уточнения, поскольку он составлен только по данным Имлея. В Северо-Западной Британской Колумбии биогоризонт занимает нижнюю часть комплекса Мускабу и палеонтологически охарактеризован более качественно, чем на Южной Аляске. Среди аммонитов присутствуют эндемичные и неэндемичные кадоцератины и псевдоперисфинктиды: вид-индекс, *Cadoceras* aff. *comma* Imlay (= *C. cf. bryocostilatum* Kiselev), *Pseudocadoceras* aff. *crassicostatum* Imlay, *Ps. cf. schmidti* sensu Imlay, *Choffatia tsatiaensis* (Hall et Poulton), *Ch.* aff. *tsatiaensis* (Hall et Poulton), *Grossouvria* aff. *meridionalis* (Siemiradzki), *Gr. (Okaites) ex gr. mosquensis* (Fischer). Эти виды или их аналоги характеризуют зону Jason Западной Европы и Европейской России, зону Ancers субсредиземноморской Европы и Индии (Кач). Поэтому положение биогоризонта *stenoloboide* в основании среднего келловоя следует считать доказанным.

**Биогоризонт *striatum* nov.** (вид-индекс *Stenocadoceras striatum* Imlay, 1953 [= *S. iniskinense* Imlay, 1953]) выделяется на Южной Аляске (верхняя часть Paveloff Silstone Member формации Чинитна - группы разрезов 16-19 в таб. 2.4.20) и Юго-Западной Британской Колумбии (верхи формации Mysterious Creek района оз. Taseko). В целом, он эквивалентен ранее выделенному биогоризонту *pomeroyense* Callomon, 1984 (вид-индекс *Cadoceras (Protolongaeviceras) pomeroyense* Imlay, 1953). Необходимость замены вида-индекса обусловлена низким корреляционным потенциалом биогоризонта *pomeroyense*, который по виду-индексу не прослеживается даже в пределах Бореально-Тихоокеанской провинции, в то время как *St. striatum* известен за пределами типовой местности достаточно широко, вплоть до Северной Сибири. Дополнительным обстоятельством такой замены является явная филогенетическая преемственность *St. striatum* относительно *St. stenoloboide*.

Видовой состав: *Stenocadoceras striatum* morpha *striatum* Imlay, *St. striatum* morpha *iniskinense* Imlay, *St. multicostatum* Imlay, *C. (Protostenocadoceras) spp.*, *Pseudocadoceras crassicostatum* Imlay, *Ps. petelini* (Pomp.). Соответствует зоне *Stenolobum* Северной Сибири и зоне *Coronatum* Европейской России. Корреляция биогоризонта *striatum* с этими зонами производится прямо, по общим видам (находки *St. striatum* в зоне *Stenolobum*) или

косвенно, по морфогенетическим аналогам и викариатам. Корреляция по викариатам опирается на результаты сравнительно-морфологического анализа *Stenocadoceras* с видами рода *Longaeviceras* (см. гл. 1.5), а также определения стратиграфического возраста топотипа *St. multicosatum* и голотипа *St. striatum* по морфогенезу, который дали близкий возраст по шкале Е. России - низы подзоны *Obductum* (первый вид) - низы зоны *Athleta* (второй вид) (рис. 2.4.7). Биогоризонт *striatum* сменяет биогоризонт *stenoloboide* в формациях Чинитна и Шелихова Южной Аляски. В Британской Колумбии эта смена в разрезах не прослежена, тем не менее их стратиграфическая дискретность подтверждается заметным различием в составе аммонитовых комплексов, как кардиоцератид, так и эурицефалитин.

**Зона Lambertі Hebert, 1857** (вид-индекс *Lamberticeras lamberti* (Sowerby, 1821)) устанавливается только в Британской Колумбии и Скалистых горах США. Нижняя часть зоны представлена биогоризонтом *adzavomense* Repin, 2002 (вид-индекс *Quenstedtoceras adzavomense* Repin, 2002), установленным в бассейне Баузе Северо-Западной Колумбии. Как и в типовой местности (бассейне р. Печоры) он характеризуется близким видовым комплексов эндемичных кардиоцератид: вид-индекс, *Quenstedtoceras* cf. *intermissum* Buckman, *Lamberticeras lambertiforme* Repin.

Верхний биогоризонт *collieri* Callomon, 1984 (вид-индекс *Lamberticeras collieri* Im-lay, 1953) характеризуется эндемичным видом *Lamberticeras*, а также *Peltoceras* sp., *Perisphinctes* (*Prososphinctes*) sp. (по Callomon, 1984) и выделяется только в основании формации Свифт штата Монтана. По косвенным признакам он соответствует подзоне Lambertі Европейской России и Западной Европы.

#### 2.4.6. Земля Франца-Иосифа

В конце средней юры территория ЗФИ являлась транзитным районом расселения морских биот Сибири, Европейской России и, в меньшей степени Западной Европы, вследствие чего фаунистические комплексы бата и келловея этих территорий содержат много общих видов (Дибнер, Шульгина, 1960), а сам регион может рассматриваться как важнейший для корреляции среднерусских и сибирских биостратиграфических шкал. Местные разрезы содержат разнообразную фауну, изучение которой началось с выходом работы И.Ньютона и Дж.Тилля (Newton, Teall, 1897). За прошедшие сто лет юра этого архипелага исследовалась неоднократно, ее стратиграфия не раз пересматривалась (Огнев, 1933, Дибнер, 1961; Ефремова и др., 1983, Дибнер, Шульгина, 1972; Шульгина, 1986; Репин, 1999 и др.), тем не менее, изученность большинства юрских ярусов, включая

бат и келловей, существенно отстает от таковой соседних регионов Арктики (Северная Сибирь, Шпицберген) и, тем более, Европейской России.

К сожалению, решению корреляционных задач препятствует весьма низкое качество разработанных местных аммонитовых зональных шкал, которые, заметно отличаются от среднерусских и северо-сибирских как по детализации, так и по уровню обоснования. Большинство зональных построений основаны на находках аммонитов, не привязанных к слою, и только единичные из них - на описаниях разрезов с послойным сбором фауны. Вследствие такой практики разрабатываемые биостратиграфические последовательности являются, в основном, умозрительными, а уровень их детальности еще до недавнего времени соответствовал ярусу или подъярусу. Даже самая последняя версия аммонитовой зональной шкалы ЗФИ (Репин, 1999; Репин и др., 2007а,б), наиболее детальная, по сравнению с предыдущими (Меледина и др., 1979; Шульгина, Бурдыкина, 1992) и представляющая несомненный прогресс в аммонитовой биостратиграфии этого региона, разработана по аммонитам, собранным в осыпи и привязанным к зональным стандартам других регионов. Главным образом по разрезам о. Гукера Ю.С. Репиным установлено 11 аммонитовых зон в бате и келловее (Репин и др., 2007а, таб. 4), из которых зоны бата (*Arcticus*, *Greenlandicus*, *Harlandi*, *Ishmae*, *Barnstoni*), отвечают последовательности зон большей части бата Восточной Гренландии и Юкона, а зоны келловее (*Anabarensis*, *Emelianzevi*, *Milaschevici*, *Stenolobum*, *Nikitini*) - зональной шкале Северной Сибири. Установление половины из них обосновывается находками аммонитов, изображения которых присутствует как в работах Репина, так и в публикациях других авторов (таб. 2.4.28), в то время как остальные пять зон (*Harlandi*, *Ishmae*, *Emelianzevi*, *Milaschevici*, *Stenolobum*) выделяются без обоснования. С другой стороны, в тексте последней работы (Репин и др., 2007б) неоднократно упоминается зона *Pseudocadoceras sedovi* (верхняя часть нижнего келловее), которая отсутствует в зональной схеме разных работ Репина. Вероятно, автор ее рассматривал эквивалентной зоне *Emelianzevi*, но не посчитал нужным поместить в зональную шкалу. Также, в разных работах одного года (Репин и др., 2007а,б) в зональной шкале количество зон различается (в работе Репин и др., 2007б отсутствует зона *Milaschevici*). Это свидетельствует о том, что автор устанавливает часть зон менее уверенно, чем остальные. К сожалению, сам автор, кроме указания на факт встречаемости тех или иных видов, не привел описаний установленных зон или какого-либо обоснования предложенной зональной шкалы. В этой связи ее следует рассматривать как проспективную. Присутствие на ЗФИ установленных Репиным зон весьма вероятно, но требует обсуждения на основе накопленных к настоящему времени данных.

**Таблица 2.4.28.** Виды кардиоцератид из бата и келловей Земли Франца-Иосифа, изображенные в различных публикациях. Разными цветами обозначены виды, происходящие из различных стратиграфических интервалов: фиолетовой - нижний бат, зона *Greenlandicus*; синей - верхний бат, зона *Variabile*; сине-зеленой-нижний келловей, зона *Anabarensis*; зеленой - нижний келловей, зона *Emelianzevi*; желтым - средний келловей - зона *Milaschevici*; оранжевым - верхний келловей, зона *Nikitini*. Обозначения островов ЗФИ, где были найдены экземпляры: Г - Гукера; ЗВ - Земля Вильчека; Н - Нортбрук; Ч - Чамп.

исходное определение	автор	определение, принятое в данной работе	остров
<i>Ammonites (Cadoceras) arcticus</i> (Newton et Teall)	Witfield, 1906, p. XVIII, f. 1, p. XIX, f. 4	<i>Arctocephalites greenlandicus</i> Spath	Н
<i>Arctocephalites greenlandicus</i> Spath	Репин и др., 2007б, т. 6, ф. 2		Г
<i>Polyptychites cf. variisculptus</i> Pavlow	Огнев, 1933, т. III, ф. 1,2	<i>C. (Catacadoceras) variabile</i> Spath	Г
<i>Cadoceras Elatmae</i> (Nik.)	Огнев, 1933, т. IV, ф. 3,6	<i>C. (Catacadoceras) barnstoni</i> (Meek) <i>morpha ognevi</i> Bodyl.	Г
<i>Pseudocadoceras aff. nanseni</i> (Pompeckj)	Ефремова и др., 1983, т. 10, ф. 4	<i>Ps. (Costacadoceras) cf. pisciculus</i> (Gul.)	Ч
<i>Catacadoceras ognevi</i> Bodyl.	Репин, 1999, рис. 4, ф. 3; Репин и др., 2007б, т. 6, ф. 6	<i>C. (Catacadoceras) barnstoni</i> (Meek) <i>morpha ognevi</i> Bodyl.	Г
<i>Costacadoceras aff. bluethgeni</i> Rawson	Репин и др., 2007б, т. 7, ф. 3, 4	<i>Ps. (Costacadoceras) pisciculus</i> (Gul.)	Г
<i>Costacadoceras sp. juv.</i>	Репин и др., 2007б, т. 7, ф. 4		Г
<i>Costacadoceras pisciculus</i> Gulyaev	Репин и др., 2007б, т. 7, ф. 6, 7; т. 10, ф. 7		Г
<i>Cadoceras (Catacadoceras) barnstoni</i> (Meek)	Kiselev, 2018, pl. 3, f. 1	<i>Cadoceras (Catacadoceras) barnstoni</i> (Meek)	Г
<i>Cadoceras (Paracadoceras) anabarensis</i> Bodylevsky	Меледина и др., 1979, т. 1, ф. 1	<i>C. (Paracadoceras) anabarensis</i> Bodyl.	ЗВ
<i>Cadoceras glabrum</i> Imlay	Репин, 1999, рис. 4, ф. 4; Репин и др., 2007б, т. 8, ф. 10		Г
<i>Cadoceras anabarensis</i> Bodylevsky	Репин и др., 2007б, т. 8, ф. 4		Г
<i>Pseudocadoceras sedovi</i> Repin	Репин и др., 2007б, т. 4, ф. 16, 18; т. 10, ф. 2-5	<i>Pseudocadoceras sedovi</i> Repin	Г
<i>Pseudocadoceras sp. 1</i>	Репин и др., 2007б, т. 9, ф. 12		Г
<i>Pseudocadoceras nanseni planum</i> Repin	Репин и др., 2007б, т. 4, ф. 17; т. 10, ф. 8, 10	<i>Pseudocadoceras sedovi morpha planum</i> Repin	Г
<i>Pseudocadoceras nanseni planum</i> Repin	Репин и др., 2007б, т. 8, ф. 5	<i>Pseudocadoceras aff. agitabile</i> Kiselev	Г
<i>Pseudocadoceras grewingki</i> (Pomp.)	Репин и др., 2007б, т. 8, ф. 3	<i>Pseudocadoceras cf. grewingki</i> (Pomp.)	Г
<i>Pseudocadoceras grewingki</i> (Pomp.)	Репин и др., 2007б, т. 10, ф. 1	<i>Pseudocadoceras cf./aff. sedovi</i> Repin	Г
<i>Cadoceras wosnessenskii</i> (Grewingk)	Репин и др., 2007б, т. 8, ф. 7	<i>Cadoceras wosnessenskii</i> (Grewingk) sensu Imlay cf. <i>C. postelatmae</i> Sas.	Г
<i>Cadoceras aff. wosnessenskii</i> (Grewingk)	Репин и др., 2007б, т. 8, ф. 11	<i>Cadoceras wosnessenskii</i> (Grewingk) sensu Imlay	Г
? <i>Cadoceras wosnessenskii</i> (Grewingk)	Репин и др., 2007б, т. 9, ф. 4, 13		Г
<i>Ammonites (Macrocephalites) macrocephalus</i> Shl.	Newton, Teall, 1897, p. XXXIX, f. 1, 3	<i>C. (Protolongaeviceras) arcticoides</i> Kis. et Meled.	Н
<i>Ammonites (Cadoceras) Tchekini</i> ? Orb.	Newton, Teall, 1897, p. XXXIX, f. 4		Н
<i>Ammonites (Cadoceras) Tchekini</i> ? Orb.	Newton, Teall, 1897, p. XXXIX, f. 5, 6	<i>Ps. (Costacadoceras) nanseni</i> (Pomp.)	Н
<i>Ammonites (Cadoceras) modiolaris</i> (Luid.)	Newton, Teall, 1897, p. XXXIX, f. 9	<i>C. (Rondiceras) milaschevici pura</i> Vor.	Н
<i>Ammonites (Cadoceras) modiolaris</i> (Luid.) (= <i>Cadoceras nanseni</i> Pomp.)	Newton, Teall, 1897, p. XXXIX, f. 10 Pompeckj, 1898, page 87	<i>C. (Protolongaeviceras) arcticoides</i> Kis. et Meled.	Н
<i>Cadoceras Tchekini</i> (Orb.)	Pompeckj, 1898, p. II, f. 7		Н
<i>Cadoceras sp. indet.</i>	Pompeckj, 1898, p. II, f. 8	<i>C. (Cadoceras) bryocostilatum</i> Kis.	Н
<i>Cadoceras Nanseni</i> (Pomp.)	Pompeckj, 1898, page 87, f. 16, p. II, f. 1-3, 5, 6	<i>Ps. (Costacadoceras) nanseni</i> (Pomp.)	Н
<i>Cadoceras sp. aff. Nanseni</i> (Pomp.)	Pompeckj, 1898, p. II, f. 4		Н



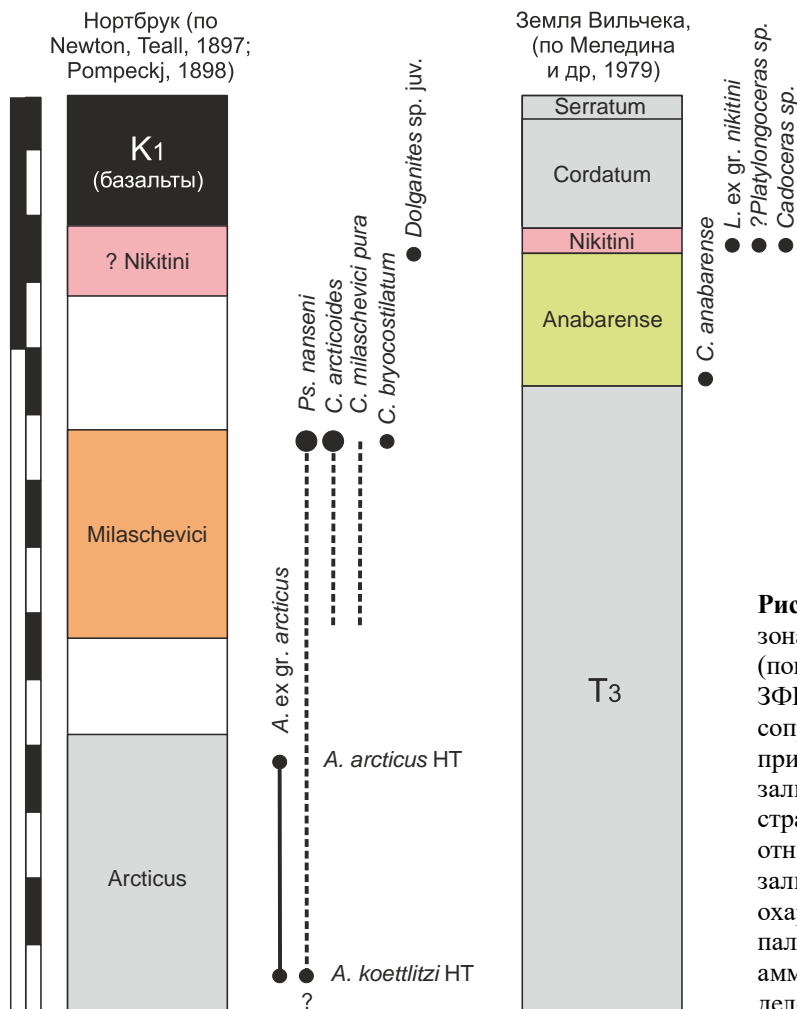
<i>Cadoceras Tchefkini</i> (Orb.)	Pompeckj, 1898, p. 81, f. 5		Н
<i>Eboracicerias</i> sp.	Репин, 1999, рис. 4, ф. 9	<i>Cadoceras nikolajevi</i> Bodylevsky morpha <i>costastriatum</i> Repin	Г
<i>Eboracicerias costastriatum</i> Repin	Репин и др., 2007б, т. 8, ф. 2		Г
<i>Pseudocadoceras</i> sp. juv.	Репин и др., 2007б, т. 4, ф. 2		Г
<i>Pseudocadoceras nanseni</i> (Pomp.)	Репин и др., 2007б, т. 9, ф. 11	<i>Pseudocadoceras nanseni</i> (Pomp.)	Г
<i>Quenstedtoceras vertumnum</i> Sintzow	Pompeckj, 1898, p. II, f. 9	<i>Dolganites</i> sp. juv.	Н
<i>Eboracicerias mologae</i> (Nikitin)	Меледина и др., 1979, т. 1, ф. 3-5	<i>Cadoceras</i> sp. juv	ЗВ
<i>Quenstedtoceras (Quenstedtoceras) holtedahli</i> Salfeld et Frebald	Меледина и др., 1979, т. 1, ф. 6-8	? <i>Platylongoceras</i> sp. juv.	ЗВ
<i>Longaeviceras</i> ex gr. <i>keyserlingi</i> (Sokolov)	Меледина и др., 1979, т. 1, ф. 2	<i>Longaeviceras</i> ex gr. <i>nikitini</i> (Sok.)	ЗВ
<i>Longaeviceras</i> cf. <i>keyserlingi</i> (Sokolov)	Ефремова и др., 1983, т. 10, ф. 1	<i>Longaeviceras</i> ex gr. <i>nikitini</i> (Sok.)	Ч
<i>Longaeviceras</i> cf. <i>keyserlingi</i> (Sokolov)	Ефремова и др., 1983, т. 10, ф. 2	<i>Longaeviceras</i> cf. <i>lahuseni</i> Bodyl.	Ч
<i>Longaeviceras</i> cf. <i>nikitini</i> (Sok.)	Репин, 1999, рис. 4, ф. 2	<i>Longaeviceras</i> cf. <i>nikitini</i> (Sok.)	Г
<i>Longaeviceras keyserlingi</i> (Sok.)	Репин и др., 2007б, т. 8, ф. 6	<i>Longaeviceras nikitini</i> (Sok.)	Г
<i>Eboracicerias carinatum</i> (Eichw.)	Репин и др., 2007б, т. 8, ф. 8, 9; т. 9, ф. 5	<i>Dolganites</i> sp. juv.	Г
<i>Dolganites pomeroyensis</i> (Imlay)	Репин и др., 2007б, т. 9, ф. 1, 3	<i>Dolganites</i> sp.	Г
<i>Pseudocadoceras crassicostatum</i> Imlay	Репин и др., 2007б, т. 9, ф. 6, 7	<i>Pseudolongaeviceras</i> sp.	Г

В литературе описано только два разреза бата и келловей ЗФИ, где документально зафиксирована последовательная смена аммонитовых комплексов, собранных *in situ* - на острове Нортбрук, в районе мыса Флора (Newton, Teall, 1897; Pompeckj, 1898) и Земле Вильчека, в окрестностях мыса Хефера (Меледина и др., 1979) (рис. 2.4.8). В разрезе мыса Флора выше зоны Arcticus (которая в данной работе соотносится с верхами байоса) достоверно выделяется только келловей. Нижний комплекс келловей содержит кардиоцератид, среди которых в первых работах отмечены три вида аммонитов (с родовой принадлежностью, принятой в данной работе) - *Pseudocadoceras nanseni* (Pomp.), *Longaeviceras stenolobum* (Keys.) и *Cadoceras tscheffkini* (Orb.). Дж. Помпецкий эту фауну рассматривал как среднекелловейскую (Pompeckj, 1898), однако по мнению Н.И.Шульгиной (Шульгина, 1986) все три вида имеют разный возраст: нижнекелловейский (первый вид), среднекелловейский (второй вид) и верхнекелловейский (третий вид). Ю.С. Репин (Репин и др., 2007а, таб. 1) этот комплекс кардиоцератид относит к зоне Emelianzevi (верхи нижнего келловей), при этом в комплексе указывается и вид-индекс зоны, экземпляры которого не изображались ни в одной работе.

Отсутствие современных послонных сборов фауны на мысе Флора, детальных литостратиграфических описаний и монографического изучения фауны оставляет степень изученности среднего келловей данной территории на том же уровне, что и в первых работах. Последние (Newton, Teall, 1897; Pompeckj, 1898) представляют единственный литературный источник, где приводятся изображения и описания видов. Очень ценной стороной этих работ являются описания аммонитов с точной вертикальной привязкой большинства экземпляров.



Большая часть изученных экземпляров аммонитов происходит из разреза глинистых слоев мощностью около 20 метров. Нижняя часть разреза закрыта осыпью, в кровле наблюдается перекрытие базальтового слоя, который является репером. Ниже базальтового слоя, на отметке 16 метров, собраны *in situ* аммониты, среди которых авторами определены *Ammonites Tchefkini* (таб. 2.4.28). Эти же формы были найдены в ручье под осыпью, а вместе с ними и вся остальная фауна аммонитов: *Ammonites modiolaris* и *Ammonites macrocephalus*. Авторы отмечают, что экземпляры могли выпасть из слоя от первого аммонитового горизонта (16 метров ниже базальтов) до осыпи, что составляет пачку глин около 4-5 метров. Переопределения аммонитов из работ Ньютона, Тилля и Помпецкого позволяет установить следующий комплекс, представленный исключительно кадоцератинами: *Cadoceras (Protolongaeviceras) arcticoides* Kis. et Meled., *C. (Rondiceras) milashevici pura* Vor., *C. (Cadoceras) bryocostilatum* Kis., *Pseudocadoceras (Costacadoceras) nanseni* (Pomp.).



**Рис. 2.4.8.** Распределение аммонитов и зональное деление бата и келловея (показано цветной заливкой) в разрезах ЗФИ, описание которых сопровождалось послонными привязками аммонитов. Серой и черной заливкой обозначены стратиграфические подразделения, не относящиеся к бату и келловею. белой заливкой - части разрезов, не охарактеризованные палеонтологически. Определения аммонитов даны по табл. 2.4.28. Цена деления линейки мощности 5 м и 50 м.

Все эти виды являются характерными реперами среднего келловея зоны Jason Европейской России: *C. arcticoides* известен в среднерусских разрезах во всех интервалах зоны Jason, *C. (Cadoceras) bryocostilatum* чаще встречается в подзоне Medea, а *C. (R.) milashevici pura* характерен только самой верхней части зоны Jason (подзона Jason).

Последний вид идентифицирован по единственному экземпляру из работы Ньютона и Тилля, который определялся неодинаково разными специалистами - как *Cadoceras stenobum* (Keys) (Помпецкий, 1898, р. 106) или *Rondiceras tscheffkini* (Orb.) (Меледина, 1977, стр. 103). Возможно, что именно этот экземпляр рассматривался Репиным как *C. emelianzevi* Voronetz. В данной работе он относится к позднему подвиду *C. (Rondiceras) milashevici*, поскольку отвечает главной особенности этого вида - полному отсутствию скульптуры на всех наблюдаемых стадиях развития. С подвидом *C. (R.) milashevici pura* этот экземпляр отождествляется в связи с наличием специфической формы пупковой воронки.

Приведенные выше данные дают основание считать, что возраст слоя, содержащих рассмотренные виды аммонитов, определяется достаточно надежно как среднекелловейский, эквивалентный зоне Jason. Это, в целом, совпадает с мнением Т.П.Пултона, считавшего эту фауну эквивалентной фауне с *C. arcticum* Freb. Арктической Канады (Poulton, 1987, з. 32).

В разрезе на Земле Вильчека достоверно выделяется нижнекелловейская зона Anabarensis, по находке вида-индекса, и зона Nikitini, по комплексу видов, включая вид-индекс (таб. 2.4.28). Первая является зоной нижнего келловея стандартной шкалы Северной Сибири, а вторая - верхнего келловея того же региона, а также Печорской плиты и различных версий бореального (арктического) стандарта (см. ниже). В верхнем келловее авторами, описавшими разрез (Меледина и др., 1979), устанавливаются две зоны северо-сибирской шкалы - Keyserlingi (слой 2, мощность 2 м) и Subordinarium (слой 3, мощность 8 м). В слое 3 верхнекелловейские аммониты указаны совместно с разнообразными нижнеоксфордскими *Cardioceras* зоны Cordatum, что, несомненно, требует разъяснения: либо верхнекелловейские аммониты сконденсированы, или помещены в данный комплекс по ошибке. До уточнения этих обстоятельств к верхнему келловее обсуждаемого разреза можно достоверно относить только слой 2, при этом стратиграфический объем подъяруса отвечает лишь одной зоне Nikitini.

---

В настоящее время в бате и келловее ЗФИ достоверно установлено не больше пяти биостратонов по аммонитам, присутствие которых в разрезах надежно обосновывается по нахождению видов-индексов и сменой аммонитовых комплексов в разрезах (таб. 2.4.29).

**Таблица 2.4.29.** Зональное и инфразональное деление бата и келловая Земли Франца-Иосифа, принятое в данной работе.

подъярус	зона	биогоризонт							
			установлено в разрезе	установлено по виду-индексу	установлено по другим видам	остров Гукера	остров Нордбрук	остров Земля Вильчека	остров Чамп
верхний келловей	Nikitini	<i>Longaeviceras nikitini</i>							
		<i>Longaeviceras lahuseni</i>							
средний келловей	Milaschevici	<i>Cadoceras arcticoides</i>							
нижний келловей	Слои с <i>Pseudocadoceras sedovi</i>								
	Anabarense								
верхний бат	Variabile	<i>Cadoceras variabile</i>							
нижний бат	Greenlandicus	<i>Arctocephalites greenlandicus</i>							

Присутствие зоны Emelianzevi в данном регионе нельзя считать доказанным. Верхнюю часть нижнего келловая, вероятно, составляют слои с *Pseudocadoceras sedovi*, занимающие неизвестный интервал в разрезах на о. Гукера. Они включают, помимо вида-индекса, *Cadoceras wosnessenskii* (Grewingk) sensu Imlay, *Pseudocadoceras* cf. *grewingki* (Pomp.), *Ps.* aff. *agitabile* Kiselev (таб. 2.4.28). Точное соответствие этих слоев с известными зонами келловая разных региональных шкал можно только предполагать, поэтому в настоящий момент рассматриваемый интервал выделяется в категорию биостратонов "слои с фауной". Их соответствие зоне Emelianzevi весьма вероятно, что доказывается большим сходством вида-индекса *Ps. sedovi* Repin с *Ps. postpisciculus* Alifirov (голотип: Алифиров, 2009, табл., фиг. 1), найденные совместно с *Cadoceras emelianzevi* Voronez в слое 45 в разрезе 109 восточного берега Анабарского залива.

### Заключение по главе

Для осуществления эффективной межрегиональной корреляции на инфразональном уровне необходима разработка комплекса инфразональных шкал для всех регионов

Панбореальной надобласти. В данной главе основное внимание уделено анализу последовательности аммонитов (кардиоцератид) бата и келлова лишь некоторых регионов - Северной Сибири, Земле Франца-Иосифа, Южной Аляске и Британской Колумбии. Повышенное внимание именно к этим регионам объясняется тем, что они, с одной стороны, имеют ключевое значение для панбореальной корреляции, и с другой - необходимостью уточнения их аммонитовых последовательностей и разработке более детальных шкал. В данной главе нет разделов, посвященных, Восточной Гренландии и Арктической Канаде - регионов, имеющих не менее существенное значение для панбореальной корреляции. Это связано с тем, что для этих регионов уже разработаны инфразональные шкалы, а биостратиграфическая изученность бата и келлова относящихся к ним субрегионов, в целом, имеет меньше нерешенных вопросов, чем в Северной Сибири и других рассмотренных здесь регионов. Последовательность аммонитов бата и келлова Восточной Гренландии (Земля Джеймсона и Скорсби) хорошо описана во многих публикациях (Spath, 1932; Callomon, 1959, 1961, 1963a, 1972, 1993), что позволило Дж. Калломону разработать хорошо обоснованную инфразональную шкалу для байоса-бата и низов нижнего келлова этого региона (Callomon, 1993). Последовательностью аммонитов в верхней части средней юры Арктической Канады (в первую очередь Юкона) также хорошо изучена благодаря работам Пултона и Калломона (Poulton, 1987; Poulton et al., 1993; Callomon, 1984b), что послужило основой для первой инфразональной шкалы для этого региона (Callomon, 1984b). Эти шкалы используются в данной работе с небольшими изменениями (в основном, номенклатурного плана), тем не менее, несомненно, что они могут быть подвергнуты более глубокой ревизии из-за накопления новых данных и изменений в систематике руководящих аммонитов.

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

## Глава 2.5. Особенности дифференциации кардиоцератид в Панбореальной надобласти

К высокобореальным регионам Панбореальной надобласти (по Westermann, 2000a,b) относятся сугубо арктические территории, входившие в батское и келловейское время в состав Бореально-Атлантической, Бореальной или Арктической (в составе Гренландской, Северо-Сибирской, Северо-Тихоокеанской и Бореально-Тихоокеанской провинций) палеобиогеографических областей (по Меледина и др, 2001; Захаров и др., 2003; Захаров, 2005) (**таб. 2.5.1**) - Восточная Гренландия, шельф Северного моря, Норвегия, бассейн р. Печоры, Шпицберген, Земля Франца-Иосифа, Новая Земля, Северная Сибирь, Новосибирские острова, Северо-Восточная Сибирь, Арктическая Канада (Канадский Арктический архипелаг, бассейны р. Юкон и р. Маккензи), Северная Аляска, Южная Аляска, Британская Колумбия, Западные регионы США (Скалистые горы). Характерной особенностью аммонитовых комплексов бата и келловейя этих территорий - доминирование, чаще всего тотальное (на 100%), аммонитов семейства *Cardioceratidae*. Поэтому основные проблемы корреляции биостратиграфических шкал этих регионов связаны с качеством диагностики видов кардиоцератид.

Изучение особенностей географической дифференциации ископаемых таксонов, является основной 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. В данном случае он необходим для проведения наименее противоречивой корреляции аммонитовых шкал батского и келловейского ярусов палеобиогеографических субъектов Панбореальной надобласти по единственной группе аммонитов - кардиоцератидам. Трудности такой корреляции хорошо известны и для их решения разработано множество схем межрегиональной корреляции и моделей Бореального (Арктического) стандарта. Причиной неустойчивости этих моделей, на наш взгляд, во многом является недостаточное использование результатов палеобиогеографического анализа, который позволил бы выбрать те варианты корреляции, которые бы в наибольшей степени соответствовали структуре инвазий таксонов в данной системе палеобиохорем.

**Табл. 2.5.1.** Биохорологическая и географическая структура Панбореальной надобласти в бате и келловее (по Меледина и др, 2001; Захаров и др., 2003, с дополнениями). Голубой заливкой показаны регионы с устойчивым положением в данных биохоремах, желтой заливкой - с неустойчивым положением. Бореально-Тихоокеанская область переведена в ранг провинции и отнесена к Арктической области.

биоохоремы  регионы	ПАНБОРЕАЛЬНАЯ НАДОБЛАСТЬ					
	Бореально-Атлантическая область		Арктическая (Бореальная) область			
	Западно-Европейская провинция	Восточно-Европейская провинция	Гренландская провинция	Северо-Сибирская провинция	Северо-Тихоокеанская провинция	Бореально-Тихоокеанская провинция
Англия						
С-З Франция						
Северная Германия						
Север Туранской плиты						
Северный Кавказ						
Юг Европейской России						
Центр Европейской России						
Печорская плита						
Западная Сибирь						
Восточная Гренландия						
Северное море						
Норвегия						
Шпицберген						
Земля Франца-Иосифа						
Новая Земля						
Северная Сибирь						
Новосибирские острова						
Северо-Восточная Сибирь						
Канадский Арктический архипелаг						
Северная Аляска						
Юкон						
Британская Колумбия						
Южная Аляска						
Скалистые горы (Орегон, Монтана)						

### 2.5.1. Центры происхождения кардиоцератид и их инвазионный потенциал

Способность аммонитов и других таксонов, как биостратиграфических маркеров, выполнять корреляционную функцию определяется их географическим распространением. Как известно, размеры ареала таксона зависят от его миграционной или *инвазионной активности*. В конечном итоге, существовавшая в прошлом инвазионная активность биоты какого-либо региона определяет *корреляционный потенциал* биостратонов той или иной региональной шкалы.

Определение корреляционного потенциала биостратона трудностей не вызывает. Он характеризуется географическим распространением индекс-таксона (вида, подрода, рода) или других таксонов, составляющих биостратиграфически дискретный комплекс

видов. Чем шире ареал таких таксонов, тем выше корреляционный потенциал биостратона. Между тем, инвазионный потенциал палеобиохоремы или региона по такому принципу определяться не должен, поскольку их вклад в общее палеобиоразнообразие надобласти или надрегиона не может быть оцениваться посредством простого перечисления таксонов, которые зафиксированы в данном географическом пространстве. Это связано с тем, что географический центр происхождения таксона не всегда может быть определен с высокой достоверностью. Только эндемики (эуэндемики) могут строго характеризовать биогеографическую уникальность территории (при условии, что они в дальнейшем не будут найдены за ее пределами). Происхождение остальных видов, встречающихся в нескольких регионах (неэндемики), в особенности обладающих циркумбореальными ареалами, в каком бы то ни было географическом центре происхождения достоверно не может быть определено, поскольку существует вероятность его происхождения в любой точке ареала. Теоретически не вызывает сомнений, что любой таксон видовой группы произошел в определенном центре происхождения в какой-то одной палеобиохореме (провинции) в пределах биогеографической надобласти, а расширение его ареала и появление в других регионах или биохоремах связано с его инвазионной активностью. Поэтому если определить принадлежность видов (в данном случае аммонитов семейства *Cardioceratidae*), входящих в таксономический комплекс данной географической единицы, к центрам происхождения, то мы можем установить тем или иным способом инвазионную активность как самого центра видообразования (как источника инвазий), так и связанной с ней биохоремы.

Инвазионная активность морских таксонов контролируется как географическими причинами (наличие или отсутствие географических барьеров, течений, климатические факторы), так и биотическими (конкурентным стрессом и резистентностью, структурой экологического пространства и др.). При изучении ископаемых таксономических комплексов все эти факторы плохо поддаются расшифровке, поэтому исследователь не может достоверно определить причину встречаемости в различных регионах или палеобиохоремах одного и того же таксона или разных таксонов. Чаще всего он может оценить лишь косвенным путем палеобиохорологическую историю ископаемого таксона, его инвазионные способности и, как следствие, корреляционные возможности. Основным источником информации об этом служит состав таксономического комплекса и его структура.

Структура таксономического комплекса характеризуется наличием эндемиков и общих с другими регионами таксонов (неэндемиков). Эндемичные таксоны, точнее виды-неэндемики, являются показателем филогенетической активности центра происхождения

таксонов в пределах географической единицы (ГЕ): чем больше неэндемиков фиксируется на данный момент времени в данной ГЕ, тем больше ее филогенетическая активность. Последняя напрямую влияет на инвазионный потенциал ГЕ, повышающийся при усилении видообразования. Таким образом любая географическая единица, обладающая ненулевой филогенетической активностью и инвазионным потенциалом, является центром происхождения некой группы видов, включающей неэндемиков и эндемиков. Последние перестают быть эндемиками на некой стадии расширения ареала. Видообразовательная активность центра происхождения может быть оценена по количеству неэндемиков и эндемиков-мигрантов, генетически связанных с этим центром.

Для оценки видообразовательной активности в различных географических единицах удобно использовать два параметра эндемизма -  $\alpha$ -эндемизм и  $\beta$ -эндемизм. Определение  $\alpha$ -эндемизма (или обычного эндемизма) производится как отношения числа эндемиков к общему количеству видов в данной ГЕ,  $\beta$ -эндемизм (или географический эндемизм) вычисляется как доля эндемиков данной ГЕ относительно суммы эндемиков всех провинций более крупной биохоремы. В данном случае  $\beta$ -эндемизм выражается процентным содержанием эндемичных кардиоцератид региона или биогеографической провинции по отношению к числу суммы эндемиков всех провинций Панбореальной надобласти. Сравнение географических единиц по  $\beta$ -эндемизму позволяет оценивать их филогенетическую активность и ранжировать по иерархическому принципу. Значение  $\alpha$ -эндемизма может полноценно отражать филогенетическую активность ГЕ только в сочетании с  $\beta$ -эндемизмом (таб. 2.5.2).

Табл. 2.5.2. Типы филогенетической активности географических единиц (ГЕ, биохорем или регионов) и их проявление в различных сочетаниях параметров эндемизма.

филогенетическая активность ГЕ	$\alpha$ -ЭНДЕМИЗМ			$\beta$ -ЭНДЕМИЗМ			
	высокий 60-100	средний 30-60	низкий 0-30	очень высокий 50-100	высокий 30-50	средний 10-30	низкий 0-10
Максимальная (М)			+	+			
Очень высокая (АА)		+	+		+		
Высокая (А)	+			+	+		
Средняя (а <sub>1</sub> )		+	+			+	
Средняя (а <sub>2</sub> )	+					+	
Низкая (аа)		+	+				+
Реликтовая (г)	+						+

*Очень высокая филогенетическая активность (АА-тип) характеризуется большим количеством видов-неэндемиков и высоким разнообразием видов данного семейства.*



Вследствие этого процент эндемиков по отношению к общему числу видов в данной ГЕ ( $\alpha$ -эндемизм) будет сравнительно низким. Это означает, что в видовом комплексе много видов с высокой инвазивной активностью и расширяющимся ареалом как в пределах собственной палеобиогеографической области, так и за ее пределами. Географические единицы, характеризующиеся очень высокой филогенетической активностью, являются наиболее мощными и зрелыми центрами видообразования и имеют и наиболее высокий корреляционный потенциал. Уровень  $\beta$ -эндемизма (средний или высокий) зависит от сложности биогеографической структуры и ее асимметрии: если анализируемых биогеографических единиц много и (или) они не сильно отличаются видовым разнообразием, то значение  $\beta$ -эндемизма не может быть очень высоким даже у самой богатой эндемиками территории.

*Максимальная филогенетическая активность* (М-тип) отличается большим номинальным числом неэндемиков, максимальным в данной надобласти (и, соответственно, самым высоким  $\beta$ -эндемизмом), и еще большим числом видов-неэндемиков, как коренных, так и мигрантов, вследствие чего  $\alpha$ -эндемизм становится низким. Общее видовое разнообразие в пределах локальной ГЕ также максимально в данной надобласти или надрегионе.

*Высокая филогенетическая активность* (А-тип) присуща центрам видообразования, интенсивно "производящих" виды-неэндемики с низкой инвазивной активностью за пределами своей палеобиохоремы. Вследствие этого ГЕ с такими центрами видообразования характеризуются высоким  $\alpha$ -эндемизмом и  $\beta$ -эндемизмом. Их корреляционный потенциал для межрегиональной корреляции (или между палеобиохоремами того же ранга) незначителен, но в перспективе может увеличиться с переходом на АА-тип активности.

*Средняя филогенетическая активность* (а-тип) отличается умеренными показателями эндемизма. Видовой комплекс содержит в приблизительно равном соотношении а) неэндемики, б) коренные виды-неэндемики с инвазивной активностью в пределах собственной палеобиогеографической области, в) некоренные виды-пришельцы из соседних биохорем. Этот тип активности может быть подразделен на два подтипа -  $a_1$  и  $a_2$ . Подтип  $a_1$  отличается меньшей долей неэндемиков за счет усиления доли мигрантов разного типа (низкий и средний  $\alpha$ -эндемизм), подтип  $a_2$  - большей долей неэндемиков (высокий  $\alpha$ -эндемизм), что может быть обусловлено различными факторами (например, географической изоляцией).

*Низкая филогенетическая активность* (аа-тип) характеризуется низкими показателями по всем параметрам эндемизма. Это означает, что в данной ГЕ

видообразовательная активность низка или отсутствует, а центр видообразования не развит. С большой вероятностью в видовом комплексе преобладают "виды-гастролеры" с аллохтонным ареалом, происходящие из других центров.

*Реликтовая филогенетическая активность* ( $\gamma$ -тип) отличается высоким  $\alpha$ -эндемизмом при низком общем видовом разнообразии. Эндемичные виды, составляющие большинство небогатого видового комплекса данной ГЕ, с большой вероятностью являются палеоэндемиками, при условии, что биоразнообразие этого комплекса изучено качественно. В противном случае наблюдающееся сочетание  $\alpha$ - и  $\beta$ -эндемизма является случайностью и отражает рандомность выборки, плохую изученность таксономического комплекса и пр.

### ***Центры происхождения кардиоцератид в бате и келлоеве***

Для бат-келловейского стратиграфического интервала в Панбореальной надобласти насчитывается не менее 170 видов кардиоцератид (приложение: таб. 3). Каждый регион и палеобиохорема отличается от других специфической структурой, которая меняется на протяжении времени как в отношении общего разнообразия таксонов, так и эндемиков и неэндемичных таксонов (приложение: таб. 4).

Изучение эндемизма кардиоцератид различных биохорем Панбореальной надобласти показало следующее:

1) Две самые крупные единицы Панбореальной надобласти - Бореально-Атлантическая и Арктическая области отличаются высоким эндемизмом и филогенетической активностью (А-тип, рис. 2.5.2-а). Это означает, что обе области, в целом, обмениваются мигрантами в значительно меньшей степени, чем входящие в них центры происхождения образуют новые виды. При этом масштабы таксономического обмена внутри областей значительно превышают его между областями. Это состояние относительной изолированности двух палеобиохорем наиболее выражено в раннем и среднем келлоеве. В бате у Бореально-Атлантической области почти нет собственных кардиоцератид-эндемиков, что обусловлено высокой инвазионной активностью центров происхождения таксонов Арктической области, благодаря чему арктический комплекс семейства распространяется вплоть до Русской плиты. Наоборот, в позднем келлоеве Бореально-Атлантическая область становится источником односторонних инвазий кардиоцератид в Арктическую область, в результате которых уровень эндемизма последней понижается (рис. 2.5.1; 2.5.2-а). Таким образом, взаимная история двух

областей в бате и келловее сводится к постепенному усилению Бореально-Атлантической области и ослаблению Арктической.

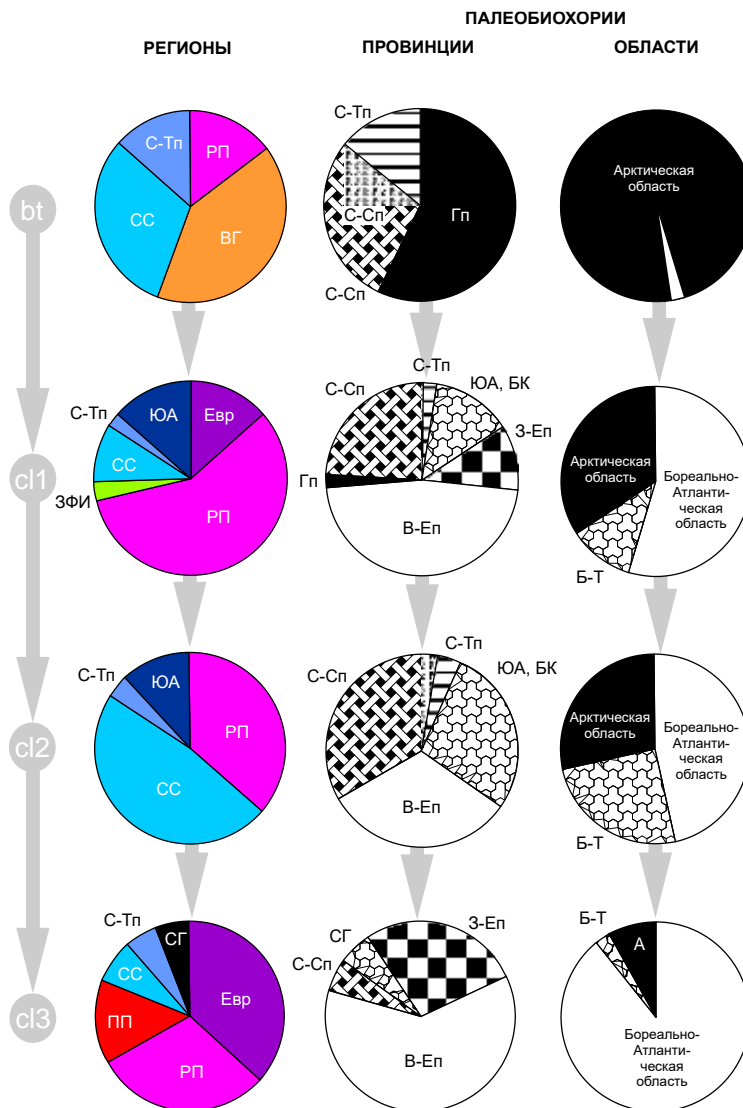
2) Из 14 регионов, указанных в приложении: **таб. 4б**, только 9 характеризуются эндемизмом (**таб. 2.5.5**, **рис. 2.5.2**), что позволяет их рассматривать как территории (центры) видообразования. Соответственно, остальные регионы являются транзитными, принимающими видов-колонистов из других регионов.

**Табл. 2.5.5.** Распределение регионов и палеобиохорем Панбореальной надобласти по типам филогенетической активности. Среди регионов указаны только вероятные центры видообразования (т.е. те из них, у которых присутствуют эндемики). Число в ячейке характеризует частоту соответствия палеобиохоремы тому или иному типу филогенетической активности для бат-келловейского стратиграфического интервала. Минимальное значение частоты соответствует веку, эквивалентному ярусу или подъярусу (бат, ранний, средний и поздний келловей). Цветной заливкой обозначены совпадения типа филогенетической активности у регионов и провинций. Обозначения типов филогенетической активности: М- максимальная, АА- очень высокая, А- высокая, а - средняя, аа - низкая, г - реликтовая.

географические единицы		филогенетическая активность						всего	
		выше среднего			средняя		ниже среднего		
		М	АА	А	а <sub>1</sub>	а <sub>2</sub>	аа		г
палеобиогеографические	области	Бореально-Атлантическая			3				3
		Арктическая			3	0		1	4
		<b>всего</b>			<b>6</b>	<b>0</b>		<b>1</b>	
	провинции	Восточно-Европейская	1	2					3
		Западно-Европейская				2			2
		Гренландская	1					1	2
		Северо-Сибирская		1		2		1	4
		Северо-Тихоокеанская				1		2	3
		Бореально-Тихоокеанская					2		1
	<b>всего</b>	<b>2</b>	<b>3</b>	<b>0</b>	<b>5</b>	<b>2</b>	<b>4</b>	<b>1</b>	
региональные	Русская плита		3		1			4	
	Печорская плита				1			1	
	Западная Европа		1		1			2	
	Восточная Гренландия		1					1	
	Северная Сибирь		1		2		1	3	
	ЗФИ						1	1	
	С. Аляска, Арк. Канада				1		2	3	
	Южная Аляска				2			2	
	Скалистые горы							1	1
	<b>всего</b>		<b>6</b>		<b>8</b>		<b>4</b>	<b>1</b>	
		<b>6</b>		<b>8</b>		<b>5</b>			

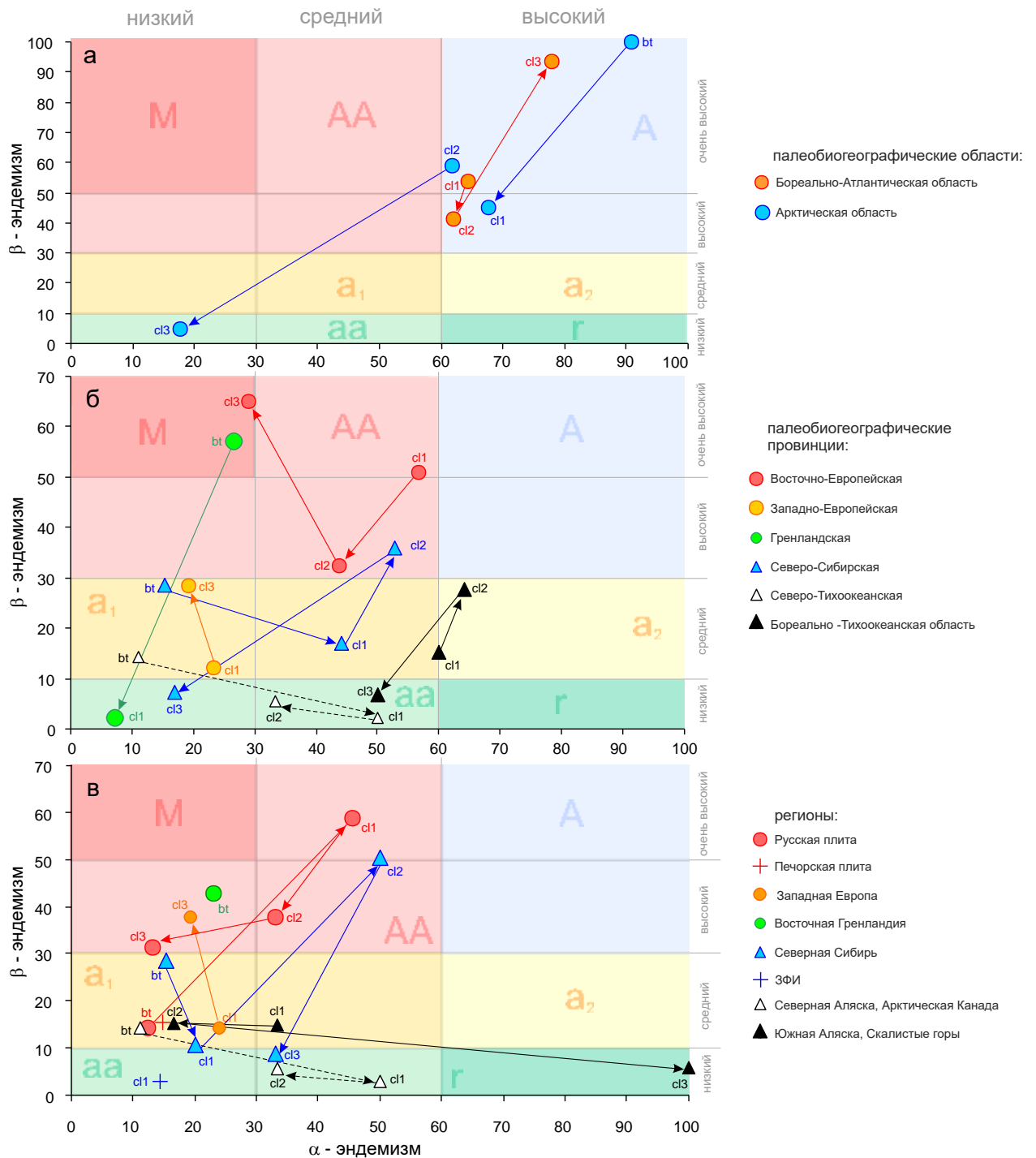
2) Большинству биохорем и регионов была свойственная низкая и средняя филогенетическая активность. К ним относятся, в основном, географические единицы Арктической области. Более высокая активность характерна только для биохорем и регионов Бореально-Атлантической области, в первую очередь территории Русской плиты и Восточно-Европейской провинции. В этой области формировались самые мощные и постоянные (в келловее) центры видообразования кардиоцератид. Вероятно, эта закономерность в какой-то мере отражает принцип увеличения биоразнообразия от

полюсов к экватору (правило Уоллеса). Максимальная активность (М-тип) в Панбореальной надобласти зафиксирована только в батское время в Гренландской провинции (рис. 2.5.2-6), южная граница которой доходила до центра Русской плиты (когда в Бореально-Атлантической области не существовало собственных центров видообразования кардиоцератид); и в позднем келловее в Восточно-Европейской провинции, которая распространяла свое влияние и границы вплоть до Западной Сибири. При максимальной активности видообразования происходит наиболее значительное пространственное расширение палеобиохоремы.



**Рис. 2.5.1.** Изменение  $\beta$ -эндемизма в регионах (ряд слева) и палеобиохориях (ряд справа) Панбореальной надобласти по кардиоцератидам на протяжении бата - келловее. Обозначения регионов: БК - Британская Колумбия, ВГ - Восточная Гренландия, Евр - Северо-Западная Европа, ЗФИ - Земля Франца-Иосифа, ПП - Печорская плита, РП - Русская плита, СС - Северная Сибирь, С-Тп - Северо-Тихоокеанская провинция, ЮА - Южная Аляска. Палеобиохории: Б-А - Бореально-Атлантическая область; Б-Т - Бореально-Тихоокеанская область; Гп - Гренландская провинция, С-Сп - Северо-Сибирская провинция; С-Тп - Северо-Тихоокеанская провинция.

3) 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 (только в позднем келловее самостоятельным центром стал регион Печорской плиты). В Северо-Сибирской провинции аналогичную роль играл регион Северная Сибирь.



**Рис. 2.5.2.** Соотношение различных типов эндемизма в активность видообразования кардиоцератид в палеобиогеографических областях (а), палеобиогеографических провинциях (б) и регионах (в) Панбореальной надобласти в батском (bt) и келловее (cl) периодах. Стрелками показано смена положения палеобиоохорий во времени.

4) Постоянные центры видообразования кардиоцератид на протяжении всего батско-келловейского интервала существовали только в Восточно-Европейской провинции и Северо-Сибирской провинции. В батском веке наиболее мощные центры видообразования находились на территории Восточной Гренландии и Северной Сибири и, соответственно, в Гренландской и Северо-Сибирской провинциях (рис. 2.5.1, рис. 2.5.2). Здесь развивалось

подсемейство арктоцефалитин, общее разнообразие видов которого в бате составляет от 10 до 12 видов, принадлежащим родам *Arctocephalites*, *Arcticoceras* и *Costacadoceras*. Все виды и роды батских арктоцефалитин преемственны филолиниям, эволюционировавшим исключительно в Арктической области начиная с байоса. По существующим данным наиболее активным районом видообразования был Восточно-Гренландский центр (АА-тип, рис. 2.5.2-в), а Северо-Сибирский отличался несколько меньшей активностью (а-тип). Не исключено, что такая картина отражает не столько реальные различия, сколько неодинаковую изученность аммонитов Восточной Гренландии и Северной Сибири в силу объективных причин (различное качество разрезов и сохранности материала) или субъективных (зависящих от исследователей).

В Бореально-Атлантической области эволюционировали только кадоцератины в пределах Восточно-Европейской провинции, в основном, на территории центральной части Русской плиты и, в меньшей степени, в прилегающих районах Северного Кавказа. Они преемственны арктическим филолиниям и представлены лишь единичными условно среднерусскими неэндемиками. В Западно-Европейской провинции кардиоцератиды в бате неизвестны, несмотря на то, что бореальные аммониты восточно-гренландского типа там найдены (Shairer, 1990; Moennig, Dietl, 2017).

5) В келловейском веке общее разнообразие кардиоцератид существенно повышается - почти в 6,7 раза по сравнению с батом, при этом число эндемичных видов увеличивается почти в 10 раз. Столь радикальное изменение палеобиоразнообразия произошло из-за появления новых центров происхождения видов кардиоцератид как в Арктической области (ЗФИ, Печорский, Бореально-Тихоокеанский), так и Бореально-Атлантической области (Западно-Европейский и Среднерусский). При этом наблюдается явная тенденция в увеличении разнообразия эндемиков Бореально-Атлантической области по сравнению с Арктической - в 6,1 раз для всего келловея, в 1,12 раз для раннего келловея, в 16,5 раз для позднего келловея. В бате эндемичные кардиоцератиды присутствовали, в основном, в Арктической области (рис. 2.5.1).

Не исключено, что количество эндемичных видов, ранее выделенных в различных суббореальных регионах, является завышенным и будет уменьшено после ревизии, а число видов в слабо изученных районах Арктики в результате новых исследований повысится. Но, тем не менее, общее соотношение между разнообразием суббореальных и арктических кардиоцератид останется близким, даже если сократить количество среднерусских и западно-европейских эндемиков на одну треть или даже в два раза.

б) Основными районами происхождения новых таксонов в Бореально-Атлантической области являлись Западно-Европейский и Среднерусский центры. Здесь

формировались новые филолинии, которые привели к появлению нескольких новых родов. В раннем келловее среди макроконхов к ним относятся *Cadoceras* s.str., *C. (Paracadoceras)*, *C. (Rondiceras)*, *C. (Protolongaeviceras)*, *Cadochamoussetia*, *Chamoussetia*; в среднем келловее - *Longaeviceras*, *Stenocadoceras*, *Funiferites*, которые существовали вместе с таксонами, зародившимися в раннем келловее; в позднем келловее - *Dolganites*, *Eboraciceras*, *Soaniceras*, *Lamberticeras*, *Pavloviceras*. В большинстве регионах Арктической области родовое разнообразие было ниже не менее чем на три рода или подрода, что сказалось и на уменьшении видового разнообразия.

Все центры видообразования кардиоцератид на протяжении бата и келловоя развивались неодинаково и характеризуются уникальным ходом исторического развития. Среди них отметим следующие:

*Гренландский центр* (территория Восточной Гренландии и Северного моря) наибольшее развитие испытал в бате. В это время он характеризуется максимальными значениями всех параметров эндемизма и наибольшей активностью видообразования (AA-тип, рис. 2.5.2-б,в). В раннем келловее он теряет свое первенство среди остальных центров почти по всем показателям (aa-тип филогенетической активности), после чего, уже в среднем келловее как центр видообразования полностью исчезает.

*Северо-Сибирский центр* (территория Северной Сибири) сохраняет видообразовательную активность вплоть до среднего келловоя на среднем уровне (a-тип). Его первый расцвет приходится на батский век, второй - на ранний и средний келловей. В среднем келловее филогенетическая активность Северо-Сибирского центра становится максимальной, несмотря на то, что сюда проникают мигранты из Бореально-Атлантической области, в первую очередь *C. (Rondiceras)* и Бореально-Тихоокеанского центра (*C. (Protostenocadoceras)* и *Stenocadoceras*). Виды сибирского происхождения в среднем келловее распространяются только в Арктике, в пределах Северо-Сибирской провинции.

*Северо-Тихоокеанский центр* (территория Северной Аляски, Арктической Канады) максимальное развитие получил в бате (a-тип), после чего просуществовал до среднего келловоя. Он всегда занимал подчиненное положение по отношению к другим центрам видообразования, и в келловее его видообразовательная активность снизилась до минимума (aa-тип), и в позднем келловее, практически, исчезла.

*Бореально-Тихоокеанский центр* формировался в раннем келловее, в основном на территории, которая включала регионы Южная Аляска и Британская Колумбия. Это доказывается тем, что по отдельности эти регионы характеризуются средней видообразовательной активностью (a<sub>1</sub>-тип, рис. 2.5.2-в), но в сочетании составляют более

высокий тип активности ( $a_2$ -тип) (рис. 2.5.2-б). Данный центр в раннем келловее и занимал седьмое место после Северо-Сибирского центра по параметрам  $\beta$ -эндемизма (рис. 2.5.4). В среднем келловее он уже становится третьим после Северо-Сибирского, но по видообразовательной активности он никогда не поднимался выше среднего ( $a$ -тип). В позднем келловее и в раннем оксфорде область видообразования кардиоцератид перемещается в более южные регионы Северной Америки (Британская Колумбия и Скалистые горы), а в прежнем месте (Южная Аляска) видообразовательная активность кардиоцератид прекращается. Единственный вид-эндемик известен из верхнего келловоя Скалистых гор, поэтому формально видообразовательную активность этого центра следует считать минимальной ( $r$ -тип). Но, вероятно, низкое видовое разнообразие этого региона связано с его недостаточной изученностью.

*Среднерусский центр* (в основном, территория Поволжья) существовал на протяжении всего бат-келловейского интервала, при этом по всем параметрам эндемизма и общего биоразнообразия он доминирует в раннем, среднем и позднем келловее во всей Панбореальной надобласти (рис. 2.5.4). По всей видимости, он имеет ключевое значение для Бореально-Атлантической области и для западного сегмента Арктической области как основной очаг видообразовательной и инвазионной активности. В бате Среднерусский центр занимал небольшую территорию, приблизительно соответствующую Среднему Поволжью, отличался средней видообразовательной активностью ( $a_1$ -тип) и находился под активным воздействием Гренландского центра. В келловее область видообразования расширяется и занимает большую часть Русской плиты. В это время видообразовательная активность кардинально увеличивается до АА- и М-типа (рис. 2.5.2-б,в).

*Западно-Европейский центр* (в основном, территории Англии, Франции, Германии) сформировался в раннем келловее и значительно уступал среднерусскому. В среднем келловее он исчез, а в позднем появился вновь, испытал максимальное развитие и почти сравнялся по всем показателям эндемизма (рис. 2.5.1; 2.5.2-в).

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

*Методология.* Эндемизм является одним из показателей видообразования, тем не менее он прямо не раскрывает способность таксонов какой-либо биохоремы или региона к расширению ареала. Но несмотря на то, что некий вид становится неэндемичным, а его ареал аллохтонным вследствие расширения, он продолжает соответствовать какому то одному центру видообразования. Как определить, какие из видов-неэндемиков, встречающиеся одновременно в двух или более географических субъектах, генетически



принадлежат к тому или иному центру происхождения? В данной работе используется два принципа определения ЦП:

1 принцип - *преемственности*: некий вид в данной географическом субъекте рассматривается как коренной, если филолиния, к которой относится этот вид, развивалась ранее его появления на той же территории. Этот принцип не работает в том случае, если филолиния, к которой принадлежит рассматриваемый вид, развивалась одновременно в нескольких географических единицах.

2 принцип - *разнообразия*: центр происхождения таксонов низкого ранга совпадает с областью разнообразия таксона более высокого ранга. Соответственно, центр происхождения видов совпадает с областью видового разнообразия подрода, рода или филолинии. Этот принцип основан на двух позициях: 1) фундаментальном и хорошо доказанном законе расщепления ареала предкового политипического вида на небольшие строго неэндемичные ареалы зарождающихся видов при "истинном видообразовании" (Майр, 1974). Эта позиция усиливается при географическом видообразовании, поэтому чем больше по размеру географическая единица, тем вероятность аллопатрического видообразования в ней увеличивается; 2) накоплении числа видов для некоего интервала времени при филетическом видообразовании (преобразовании видов без расщепления ареалов) (*ibid.*). Если мы используем при анализе в качестве хронологических единиц продолжительные интервалы времени (в данном случае эквивалентные ярусу или подъярусу), то таких накопленных видов будет больше, чем при мгновенном временном срезе. Здесь принцип разнообразия напрямую зависит от принципа преемственности.

Тем не менее, даже с использованием вышеупомянутых положений мы не можем с максимальной достоверностью выявить центр происхождения конкретного вида. Опираясь на него можно лишь определить вероятность происхождения вида в данной географической единице. Для решения палеобиогеографических задач метод вычисления вероятности происхождения вида в данном географическом пространстве разработан и использован ранее (Киселев, 2004). Не вдаваясь в обсуждение этого метода, отметим, что он недостаточен для выявления и оценки путей инвазий таксонов между биохоремами.

Основная задача, решаемая здесь - определить не просто вероятность происхождения отдельных видов, а общую инвазионную активность кардиоцератид каждой конкретной географической единицы. Она может быть выявлена через различные параметры разнообразия (общего разнообразия, относительное обилие эндемиков и неэндемиков) на основе второго принципа. Поскольку инвазионная активность напрямую связана с видами, встречающимися в двух и более географических единицах,

предпочтительнее использовать параметры, характеризующие доленое содержание неэндемиков.

При анализе инвазионных отношений двух ГЕ наиболее удобно оценивать доленое содержание *общих видов* относительно их видового разнообразия. Рассмотрим это на примере двух центров происхождения - Среднерусского и Гренландского. В батском веке количество общих видов кардиоцератид у обоих регионов включало 5 видов, что составляло 62,5% от всех видов Среднерусского центра и 38% от Гренландского. Согласно принципу преемственности все эти виды должны происходить из Восточной Гренландии, поскольку все предшествующие виды филолинии батских кардиоцератид хорошо прослежены в гренландских разрезах, а в среднерусских встречаются лишь в виде отдельных звеньев. На основании этого можно полагать, что разница в доле общих видов двух сравниваемых географических единиц отражает филогенетическую природу общих видов: *положение центра происхождения общих видов наиболее вероятно для той ГЕ, у которой их доля меньше, чем в сравниваемой ГЕ*. Соответственно, один из центров происхождения будет донором общих видов-мигрантов, а другой - акцептором. У донора мигрантов доля неэндемиков ( $\alpha$ -эндемизм), наоборот, будет выше, чем у акцептора мигрантов, что объясняется большей видообразовательной активностью донора. Поэтому, на основании сравнения доленых значений двух общих видов можно утверждать, что инвазия кардиоцератид в бате происходила с высокой долей вероятности из Гренландского центра в сторону Среднерусского.

В раннем келловее доля общих видов кардиоцератид в сравниваемых ГЕ меняется диаметрально: на Русской плите она составляет 26%, а в Восточной Гренландии - 82% (рис. 2.5.3). Несмотря на то, что Гренландский центр видообразования сохраняет филогенетическую активность и производит виды с несомненной гренландской преемственностью (в первую очередь в начале раннего келловее), в видовом комплексе появляются виды, явно развивавшиеся в филолиниях Бореально-Атлантической области (и, в частности, Среднерусского центра) в средней части раннего келловее (шамузеттевая и рондицерасовая филолинии). Это свидетельствует о том, что инвазии в раннем келловее, в целом, были направлены в сторону Гренландского центра.

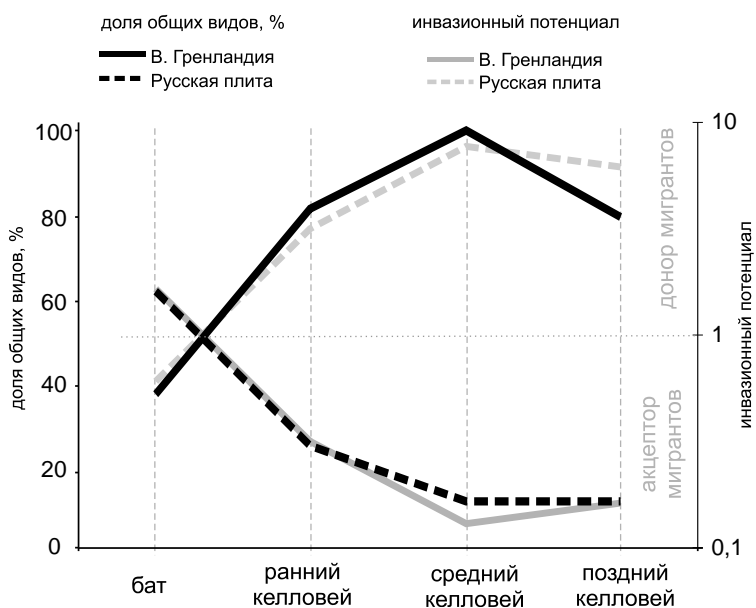
В среднем келловее ситуация меняется еще радикальнее: на Русской плите доля общих видов уменьшается до 13%, а в Восточной Гренландии увеличивается до 100%, причем все эти виды являются характерной частью среднерусского комплекса кардиоцератид. В среднем келловее Гренландский центр практически потерял филогенетическую активность, не производил неэндемиков, и единственно лишь мог

принимать мигрантов из других центров происхождения, из которых Среднерусский был наиболее активным.

В позднем келловее инвазионная активность Гренландского центра остается похожей: доля общих видов со Среднерусским центром очень велика (80%), а эндемики отсутствуют полностью. Остальные виды (20%) являются общими с другими ГЕ, т.е. тоже могут быть (и скорее всего являются) колонистами. Таким образом, видообразовательная активность Гренландского центра практически исчезает уже в начале среднего келловоя и в позднем келловее не восстанавливается.

Итак, сравнение долевых значений общих видов показывает вероятностную картину направления инвазий. Показатель такой инвазионной активности может быть выражен как отношение долевых значений общих видов в двух сравниваемых ГЕ, или *инвазионный потенциал*:

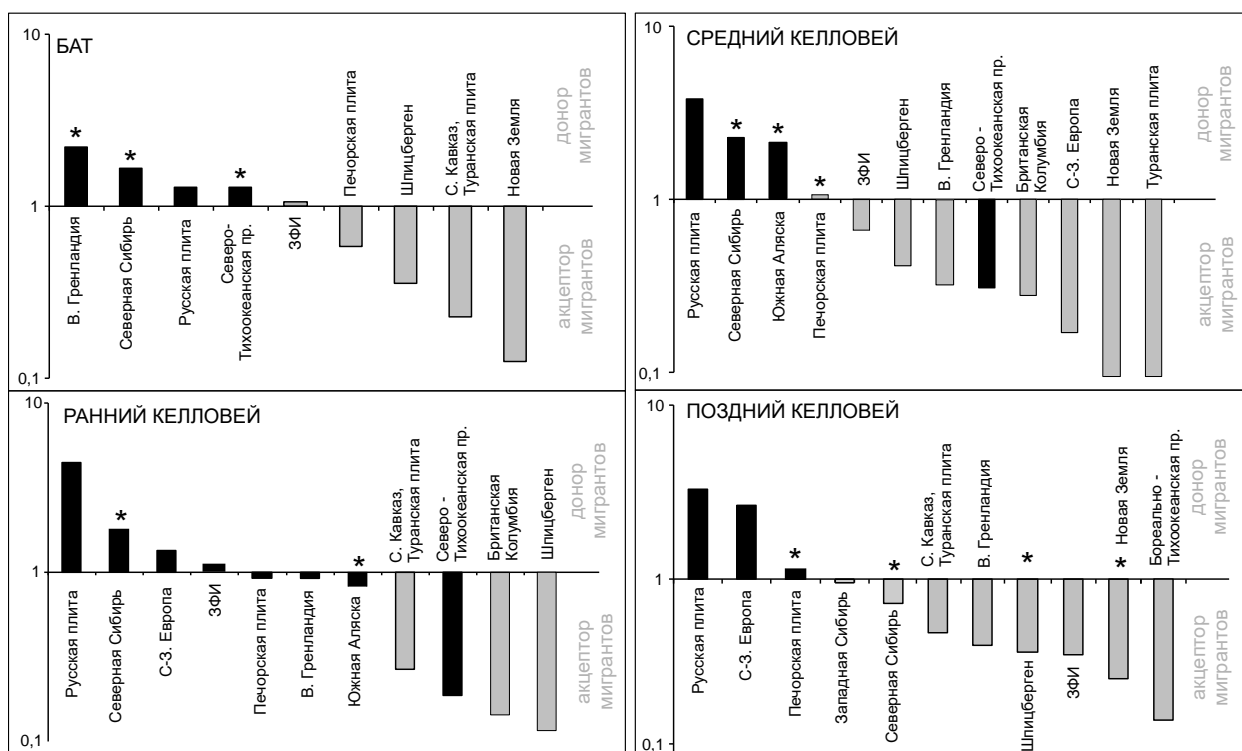
$I = S_1 / S_2$ , где  $I$  - инвазионный потенциал,  $S_1$  и  $S_2$  - долевые значения общих видов двух ГЕ. При значении  $I$  больше единицы данная ГЕ обладает высокой инвазионной активностью и отдает мигрантов (является донором), при значении  $I = 1$  регион или биохорема является и донором и акцептором 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-келловоя увеличивается, а второго - уменьшается (рис. 2.5.3), т.е. находится в обратной зависимости относительно доли общих видов.



**Рис. 2.5.3.** Изменение доли общих видов в комплексах кардиоцератид и инвазионного потенциала Русской плиты и Восточной Гренландии на протяжении бата и келловоя. Значения инвазионного потенциала даны в логарифмическом масштабе.

## Развитие инвазионной структуры палеобиохорем в бате и келловее

Использование инвазионного потенциала позволяет оценить общую инвазионную активность географической единицы при использовании усредненных значений (рис. 2.5.4) и проводить реконструкции вероятных инвазий между палеобиохоремами и регионами при последовательном попарном сравнении каждой ГЕ. В результате может быть реконструирована инвазионная структура надобласти или надрегиона для любого временного интервала - в данном случае для бата, раннего, среднего и позднего келловоя Панбореальной надобласти (рис. 2.5.5 - 2.5.8).

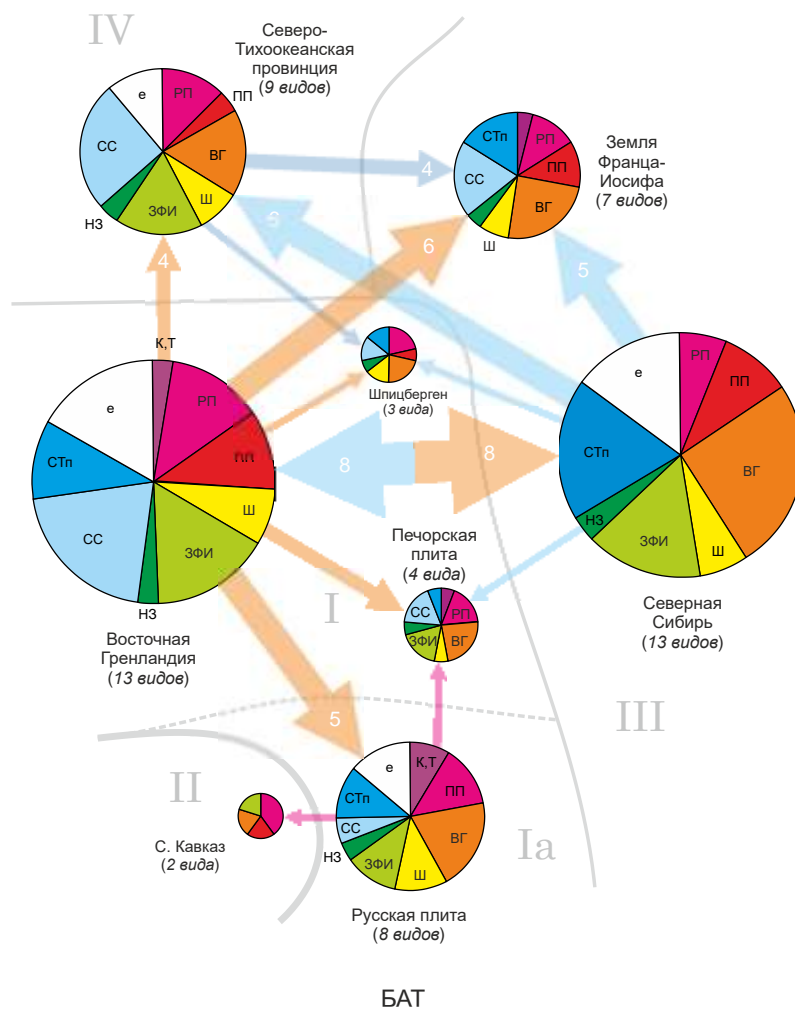


**Рис. 2.5.4.** Инвазионный потенциал сообществ кардиоцератид регионов Панбореальной надобласти в бате и келловее. Значения инвазионного потенциала даны в логарифмическом масштабе. Черной заливкой показаны регионы, в комплексе кардиоцератид которых присутствуют эндемики; серой заливкой отмечены регионы без эндемиков. Звездочками отмечены регионы, которые являются донорами мигрантов исключительно в пределах Арктической области.

В *батском веке* наиболее вероятными донорами видов-колонистов служили 4 региона, из них наибольшим инвазионным потенциалом обладали территории Восточной Гренландии и Северной Сибири (рис. 2.5.4). Эти два самых мощных центра видообразования и инвазионной активности характеризовались одинаковым общим разнообразием, но немного отличались по параметрам эндемизма (табл. 2.5.4). Взаимная инвазионная активность у них была одинаковой (рис. 2.5.5), т.е. по отношению друг к другу они были и самыми активными донорами и акцепторами одновременно. В отношении к другим регионам они были исключительно донорами. Гренландский центр

наиболее мощное инвазионное воздействие оказывал на Среднерусский центр (регион Русской плиты), Печорский регион и ЗФИ, а в меньшей степени на Северо-Тихоокеанскую провинцию. Северо-Сибирский центр являлся донором инвазий для ЗФИ и Северо-Тихоокеанской провинции и, незначительно, для Печорского региона. Оба центра видообразования "снабжали" мигрантами всю Арктическую область, поэтому видовой состав в различных регионах этой области отличался незначительно.

Северо-Тихоокеанская провинция была очень слабым донором (для ЗФИ и Шпицбергена) и, преимущественно, принимала мигрантов со стороны самых мощных центров видообразования. За пределы этой провинции в бате кардиоцератиды не проникали, а вместо них в Бореально-Тихоокеанской области присутствовали виды близкого семейства *Sphaeroceratidae* (подсемейство *Eurycerphalitinae*).



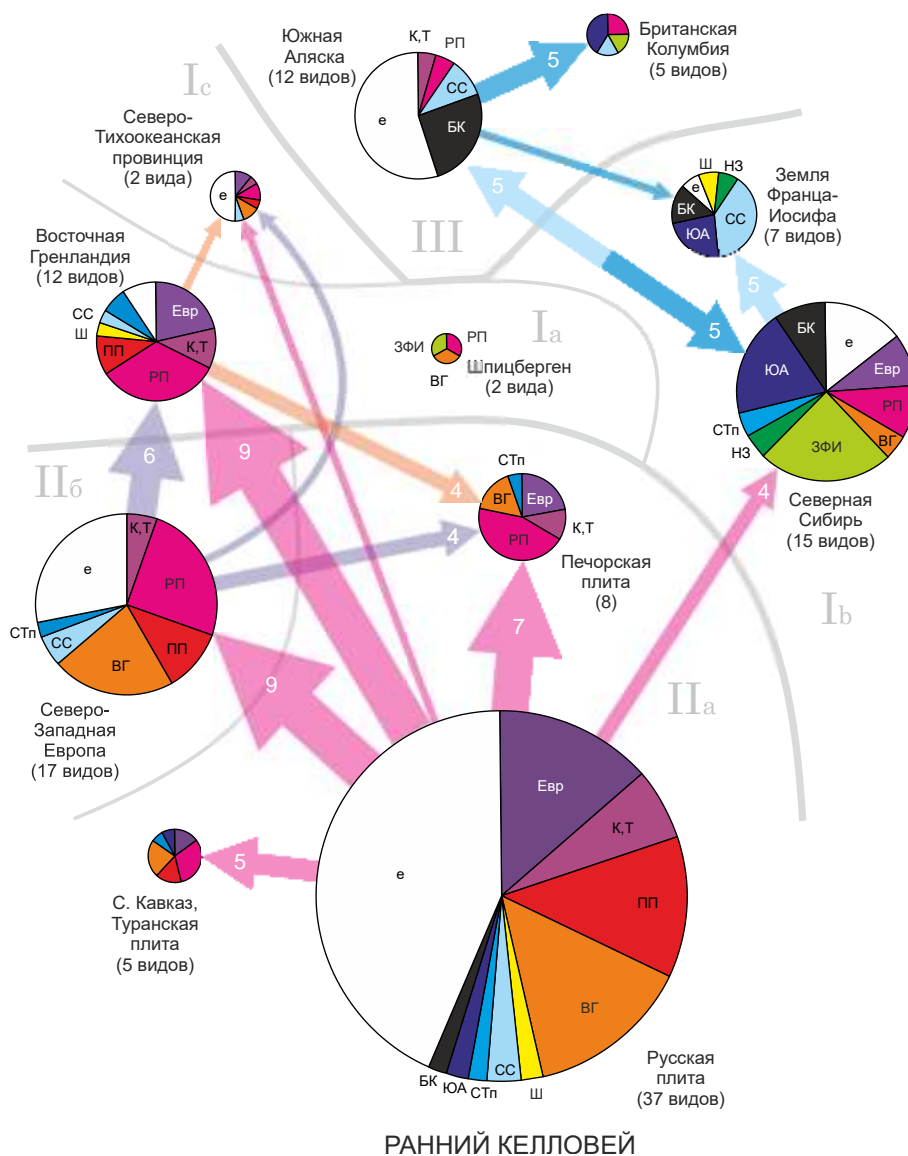
**Рис. 2.5.5.** Структура инвазий кардиоцератид в Панбореальной надобласти в бате. Стрелками обозначены направления миграций, толщиной стрелки - количество потенциальных мигрантов, (равное общему числу общих видов, количество которых также обозначено цифрами). Направление инвазий определено по соотношению инвазионных потенциалов двух сравниваемых регионов (от региона с большим значением). Круговые диаграммы обозначают общее количество видов кардиоцератид (размер диаграммы), долю эндемиков (е), соотношение общих видов в различных регионах (цветные секторы). БК - Британская Колумбия, ВГ - Восточная Гренландия, Евр - Северо-Западная Европа, ЗФИ - Земля Франца-Иосифа, НЗ - Новая Земля, ПП - Печорская плита, РП - Русская плита, СС - Северная Сибирь, СТп - Северо-Тихоокеанская провинция, Ш - Шпицберген, ЮА - Южная Аляска. Биохории: I - Арктическая (Бореальная) область (Iа - Гренландская провинция, Iб - Северо-Сибирская провинция, Iс - Северо-Тихоокеанская провинция); II - Бореально-Атлантическая область; IIа - Восточно-Европейская провинция, IIб - Западно-Европейская провинция; III - Бореально-Тихоокеанская область. 558

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 основном это касается территории Среднего Поволжья (и севернее) в позднем бате. В раннем бате, несмотря на проникновение высокобореального рода *Arcticoceras* вплоть до Саратовского Поволжья, эта территория может рассматриваться уже как часть Восточно-Европейской провинции Бореально-Атлантической области. Это связано с присутствием среди аммонитов нижнего бата эндемичных перитетических таксонов, относящихся к подсемейству *Pseudocosmocerotinae* (Митта, Сельцер, 2002; Mitta et al., 2014; Гуляев, 2019).

Среднерусский центр оказывал инвазионное влияние в позднем бате на территории Северного Кавказа, где наряду с аммонитами других семейств, как бореальных, так тетических (*Kosmocerotidae*, *Macrocephalitidae*, *Stephanoceratidae*), присутствуют и кадоцератины (Митта, 2011). Поэтому этот регион может быть отнесен уже с позднего бата к Восточно-Европейской провинции Бореально-Атлантической области, как это предлагалось для раннего келловея А.С. Сахаровым (1987).

В *раннем келловее* Панбореальная надобласть может быть разделена на два кластера регионов, биохорем и центров видообразования: юго-восточный и северо-западный. В каждом кластере сложилась своя, достаточно плотная, структура инвазий, а между кластерами взаимодействие очень слабое или почти отсутствует. *Юго-восточный кластер* включает регионы Бореально-Атлантической провинции, Гренландскую провинцию и Северо-Тихоокеанскую провинцию. Основным донором мигрантов здесь был Среднерусский центр (территория большей части Русской плиты), который достиг наибольшего видового разнообразия и  $\beta$ -эндемизма среди всех остальных центров (рис. 2.5.4, 2.5.6). Главными акцепторами мигрантов Среднерусского центра были Западно-Европейский, Печорский, Гренландский и Северо-Кавказский, однако слабое влияние (1-2 вида-мигранта) этого центра и на другие регионы весьма вероятно. Вторым по инвазионной активности в юго-восточном кластере был Западно-Европейский центр, который наиболее мощное влияние оказывал на Гренландский центр. Последний был донором только для Печорского региона и Северо-Тихоокеанской провинции. Таким образом, роль Гренландского центра в раннем келловее существенно снизилась по сравнению с поздним батом, что свидетельствует об его угасании. Отметим, что данная картина получена для раннего келловея в целом, т.е. является усредненной. Несомненно,

что для первой трети раннего келловей (фаза *Cadoceras elatmae*) инвазионная структура юго-восточного кластера скорее всего имела иной рисунок, а инвазионная активность Гренландского центра была существенно выше.



**Рис. 2.5.6.** Структура инвазий кардиоцератид в Панбореальной надобласти в раннем келловее. Обозначения см. на рис. 2.5.5.

По принципу преимущества к среднерусской группе кадоцератин относятся филолинии *Cadoceras* (*Paracadoceras*) ex gr. *elatmae*, *Cadochamoussetia*, *Chamoussetia* и *Cadoceras* (*Rondiceras*). Из них только *Cadochamoussetia* не известна в Западной Европе. Остальные широко представлены в разрезах Англии, Германии и Франции, где местами образовывали местные виды-неоэндемики (например, в Германии [Mitta et al., 2015]). Эти же кадоцератины проникали и в перитетические регионы: на Северном Кавказе и в Крыму известны виды филем *C.* (*Paracadoceras*) ex gr. *elatmae* и *Cadochamoussetia* (Ломинадзе, 2004; Митта, 2011; Гуляев, Рогов, 2015), а на севере Туранской плиты *Chamoussetia* и

рондицерасовая филолиния. За пределы Бореально-Атлантической области из этих таксонов мигрировали немногие и преимущественно в Восточную Гренландию (*Chamoussetia*), а также в регионы Северной Сибири и Арктической Канады (*Cadoceras tolype* или его аналоги).

Гренландский центр был наиболее вероятным донором базальных раннекелловейских видов из группы *Cadoceras apertum*, и, не исключено, что и *Cadoceras (Cadoceras) ex gr. sublaeve*, активно проникавших на территорию Англии с начала второй половины раннего келловей (фаза Gowerianus). Преемственный характер группы хорошо прослеживается по восточно-гренландскому материалу, так что ее происхождение в Гренландском центре видообразования весьма вероятно.

В *северо-западном кластере* не существовало таких мощных центров видообразования, как в западном. Наиболее активный центр находился в регионе Северная Сибирь (второй по активности в Панбореальной надобласти), который, начиная с позднего бата сформировал собственную линию преемственности кадоцератин и большую долю неозндемиком. Его основным акцептором был регион Южной Аляски (второй по значимости регион в северо-западном кластере) и в меньшей степени - территории Земли Франца-Иосифа и Новой Земли. В регионе Южная Аляска впервые появились кардиоцератиды, сформировавшие собственных неозндемиком из групп *Cadoceras (Paracadoceras)* и *C. (Protostenocadoceras)*. Основными акцепторами Южно-Аляскинского центра был, в первую очередь, регион Британская Колумбия, а во вторую - Северо-Сибирский центр. Инвазионный потенциал Северо-Сибирского и Южно-Аляскинского центров для раннего келловей в целом достаточно высокий, хотя последний находится в диапазоне акцепторов мигрантов (рис. 2.5.4). Аномальным является завышенное значение инвазионного потенциала для Земли Франца-Иосифа, который резко доминирует по этому показателю над Шпицбергеном и Новой Землей, видовой комплекс которых крайне беден и слабо изучен. Это дает для ЗФИ преувеличенные значения инвазионных взаимодействий (по усредненным величинам).

Между юго-восточным и северо-западным кластерами инвазионное взаимодействие в раннем келловее было очень слабым, вследствие чего их комплексы кадоцератин отличаются между собой в большей степени, чем таковые Северной Сибири и Южной Аляски. В практическом смысле это снижает возможность прямой корреляции нижнего келловей Русской плиты (и, тем более, Западной Европы) и Северной Сибири. Наоборот, прямая корреляция нижнего келловей Северной Сибири и Южной Аляски более вероятна, в особенности для базального нижнего келловей. Раннекелловейские *C. (Paracadoceras)* северо-западного кластера эволюционировали в условиях свободного



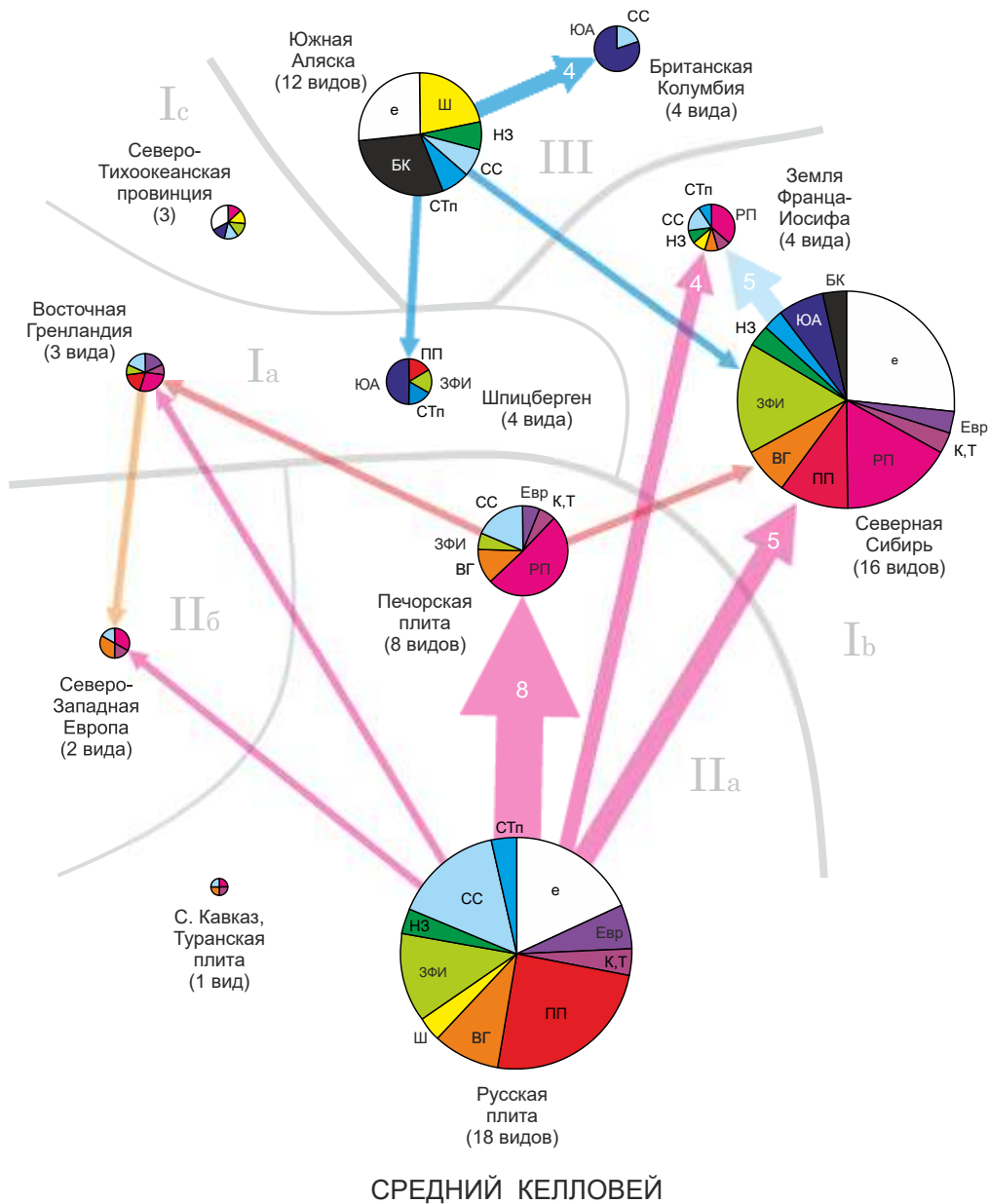
обмена между этими регионами, поэтому они ближе друг к другу, чем к среднерусским аналогам-викариатам. В связи с этим, для большинства видов из северо-западного кластера (*C. (P.) anabarense*, *C. (P.) glabrum*, *C. (P.) multiforme*, *C. (P.) chisikense*) трудно определить принадлежность к центру происхождения - северо-сибирскому или южно-аляскинскому.

В *среднем келловее* инвазионная структура Панбореальной надобласти меняется: разница между двумя кластерами биохором - северо-западным и юго-восточным стирается. Тем не менее, инвазионная активность была не однонаправленной, а структура инвазий гораздо сложнее, чем это показывается в некоторых работах (Thierry, 1976; Navarro et al., 2005). Резко усиливается инвазия в Северо-Сибирскую провинцию со стороны Среднерусского центра. Во всей надобласти наблюдается только три центра видообразования: Среднерусский, Северо-Сибирский и Южно-Аляскинский (рис. 2.5.4, 2.5.7). Первый является наиболее мощным центром и донором мигрантов в Панбореальной надобласти по всем признакам (общее разнообразие, эндемизм и инвазионный потенциал). Основным акцептором Среднерусского центра по всей вероятности был регион Печорской плиты, который сам по себе не был центром видообразования, но являлся транзитной областью распространения кардиоцератид среднерусского происхождения. Поэтому его правильнее рассматривать в составе Восточно-Европейской Провинции Бореально-Атлантической области. Менее значительными акцепторами мигрантов из среднерусского центра были Северо-Сибирский регион и ЗФИ, и совсем подчиненное значение имели Западно-Европейский и Восточно-Гренландский регионы. Последние значительно сократились по своей активности, по сравнению с ранним келловеем, и перестали быть центрами видообразования. Единичные среднерусские мигранты доходили Северо-Тихоокеанской провинции, но скорее всего не напрямую, а через транзитные области.

Сильно сокращаются миграции кардиоцератид в регионы Перитетиса. На Северном Кавказе их присутствие неизвестно, несмотря на то, что среднекелловейские комплексы аммонитов содержат суббореальных космоцератид несомненно бореально-атлантического происхождения. В более восточных регионах Перитетиса единичные *Longaeviceras stenolobum* найдены только на севере Туранской плиты (Мангышлак). Вероятно, это наиболее южная точка проникновения кардиоцератид в среднем келловее.

Основными мигрантами среднерусского происхождения были виды рондидерасовой филолинии кадоцератин (в начале среднего келловя) и ранние виды лонгаевицерасовой филолинии (в конце среднего келловя). Первые доходят вплоть до Арктической Канады, а вторые до региона Северная Сибирь (низовья р. Лены).

Происхождение этих мигрантов в Среднерусском центре не вызывает сомнений, поскольку не противоречит принципу преемственности. Менее однозначно происхождение видов подрода *Cadoceras* (*Protolongaeviceras*), широко встречающихся в первой половине среднего келловея в большинстве арктических регионов юго-восточного кластера (Восточная Гренландия, ЗФИ, Северная Сибирь). В Европейской России филолиния этой группы прослеживается плохо, поэтому она могла появиться в другом регионе в пределах Арктической области.



**Рис. 2.5.7.** Структура инвазий кардиоцератид в Панбореальной надобласти в среднем келловее. Обозначения см. на рис. 2.5.5.

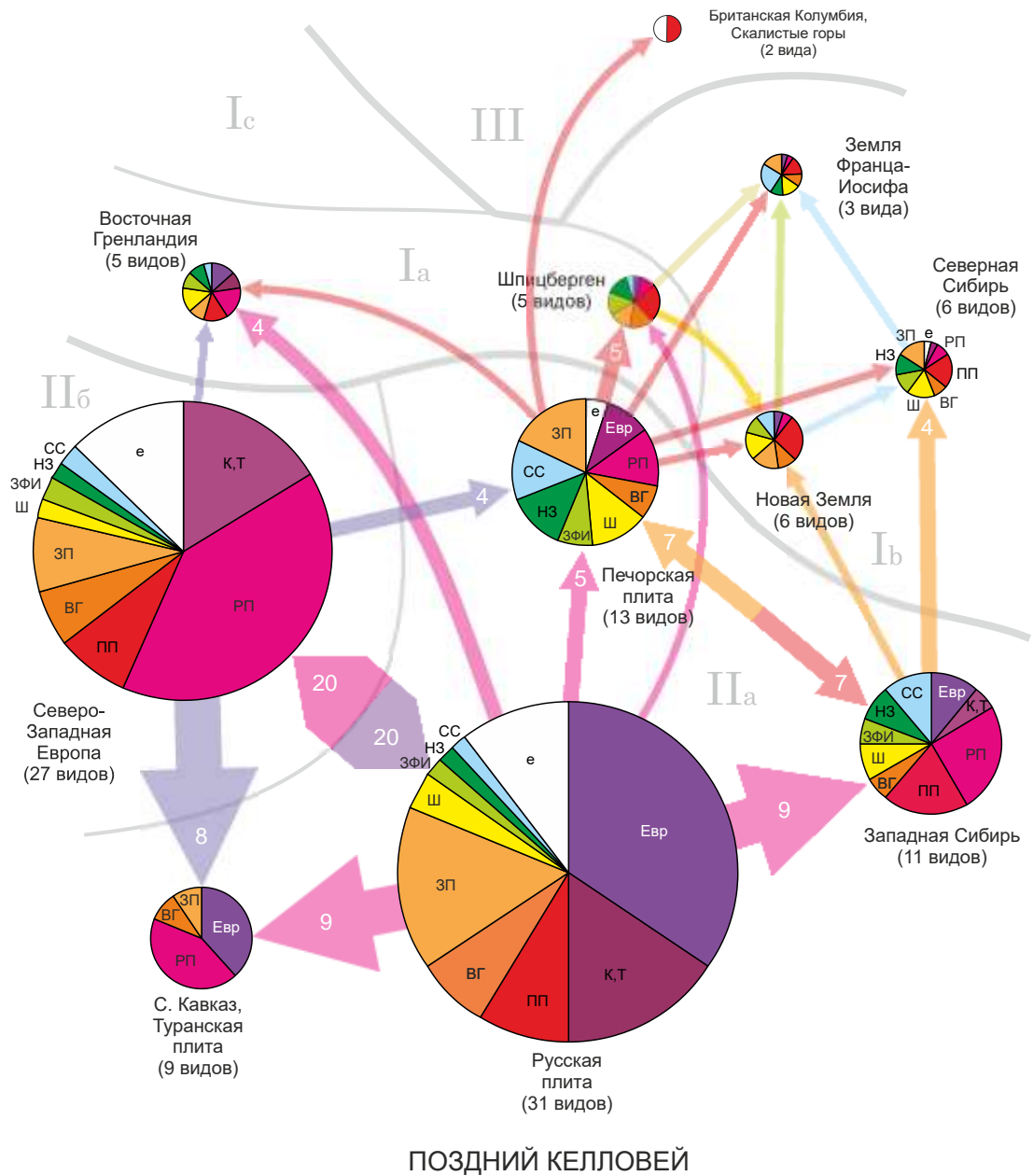
Северо-Сибирский центр видообразования кардиоцератид продолжал быть активным донором, несмотря на то, что являлся акцептором среднерусских мигрантов. Он отличался высоким уровнем эндемизма - род *Soaniceras* (в узком смысле), *?Dolganites* и поздние *Cadoceras*, но сравнительно низкой инвазионной активностью. Также

увеличилась инвазионная активность региона Южная Аляска. Здесь развивались исключительно местные кадоцератины *Cadoceras* (*Protostenocadoceras*) и *Stenocadoceras*. Этот весьма активный центр видообразования являлся донором мигрантов, преимущественно, для регионов Бореально-Тихоокеанской провинции. Тем не менее, редкие мигранты могли доходить и до регионов Арктической области - Северной Сибири и Шпицбергена, откуда отмечаются находки *Stenocadoceras* (Меледина, 1977; Korik, Wierzbowski, 1988).

В *позднем келловее* в Панбореальной надобласти происходят большие изменения в инвазионной структуре. Центр видообразования кардиоцератид в Бореально-Тихоокеанской области практически исчезает (присутствует лишь один эндемичный вид в южной ее части) и то же самое характерно для Северо-Тихоокеанской провинции (рис. 2.5.4, 2.5.8). Все остальные регионы и палеобиохоремы образуют единый кластер. Его главными донорами и центрами видообразования являются Среднерусский и Западно-Европейский центры, которые с большим отрывом опережают другие по всем параметрам (общее разнообразие, эндемизм и инвазионный потенциал). Между ними происходит наиболее мощный и равновеликий обмен мигрантами, поэтому для многих общих между ними видов трудно определить истинный центр происхождения. В первую очередь это относится к подсемейству *Quenstedtoceratinae*, представители которого (роды *Lamberticeras*, *Quenstedtoceras* и *Eboraciceras*) имеют несомненно бореально-атлантическое происхождение в какой-то одной из этих областей. Оба этих центра оказывали наиболее мощное инвазионное воздействие на регионы северного Перитетиса, как на Северный Кавказ, так и Туранскую плиту. В меньшей степени инвазии со стороны Русской плиты и Западной Европы проникали на территорию Восточной Гренландии и Печорской плиты. Печорский центр впервые за весь бат-келловей становится самостоятельным центром видообразования и донором мигрантов. Вероятными коренными таксонами Печорского центра являются некоторые поздние *Longaeviceras*, *Pseudolongaeviceras*, *Platylongoceras*, *Percacosticeras*, *Dolganites* и местные неэндемичные виды, принадлежащие родам *Lamberticeras* и *Quenstedtoceras*. Эти таксоны (кроме двух последних) в фазе *Nikitini* активно мигрируют из Печорского центра в Арктическую область - регионы Северная Сибирь, Новая Земля, Шпицберген, ЗФИ и Восточная Гренландия, а в фазе *Lamberti* - в Бореально-Тихоокеанскую область (регион Британская Колумбия).

В Арктической области единственным центром видообразования был Северо-Сибирский регион. Однако, он отличался низким уровнем эндемизма и слабой инвазионной активностью: только регион ЗФИ мог быть акцептором Северо-Сибирского

центра. В основном, последний служил транзитным источником мигрантов. Однако, в силу незначительной изученности келлоевя данного региона представления об инвазиях кардиоцератид после новых исследований могут измениться.



**Рис. 2.5.8.** Структура инвазий кардиоцератид в Панбореальной надобласти в позднем келлоеве. Обозначения см. на рис. 2.5.5.

В позднем келлоеве впервые на периферии Бореально-Атлантической области возникла мощная транзитная область распространения кардиоцератид - Западно-Сибирский регион. Он располагался между Восточно-Европейской и Северо-Сибирской провинциями и принимал мигрантов из трех центров происхождения - Среднерусского, Печорского и Северо-Сибирского. Из них наиболее мощное влияние оказывал Среднерусский центр. В Западной Сибири обнаружены не только виды, общие с печорским видовым комплексом, но и типично среднерусские формы (*Funiferites allae*, *F.*

*patruus*, *Cadoceras intermedium*, таб. 2.5.3[г]), которые еще недавно рассматривались как среднерусские эндемики (Kiselev, Rogov, 2018). Кроме кардиоцератид в комплексе аммонитов присутствуют космоцератиды, ранее встреченные в южной части центра Европейской России - *Kosmoceras (Mojarowskia) mojarowskii* (= *K. gemmatum* по [Атлас..., 1990, табл. 43, фиг. 5]) и неизвестные севернее на Русской плите. Это означает, что Западно-Сибирский бассейн в позднем келловее мог быть связан со Среднерусским на юго-востоке, а не только на севере через уральско-новоземельскую акваторию. На этом основании регион Западная Сибирь в позднем келловее должен быть отнесен к Восточно-Европейской провинции. Сибирскими коллегами она рассматривалась в составе Гренландской (или Гренландско-Уральской) провинции и, соответственно, к Арктической палеозоогеографической области (Меледина, Алифиров, 2007; Алифиров, Меледина, 2013). Инвазионная структура Панбореальной надобласти, рассмотренная здесь, показывает, что в Восточно-Гренландском регионе в позднем келловее не существовало собственного центра происхождения кардиоцератид. Эта территория являлась акцептором мигрантов со стороны трех соседних центров (рис. 2.5.8) и отличалась бедным разнообразием (5 видов), поэтому она не может определять уникальные черты какой-либо биохоремы. Более того, на основании имеющихся фактов регион Восточная Гренландия должен быть отнесен в позднем келловее к Бореально-Атлантической области. Не исключено, что низкое разнообразие кардиоцератид этого региона связано с плохой изученностью здесь верхнего келловоя, поэтому сейчас имеет смысл придерживаться традиционного взгляда на его палеобиогеографическую принадлежность.

### 2.5.3. Географическая структура инвазий

Инвазионная структура сообществ кардиоцератид, рассмотренная выше, была проанализирована в отрыве от палеогеографической структуры пространства, в котором она была сформирована. Сопряженный анализ этих двух структур позволяет наметить магистральные пути долговременного распространения пространственно разобщенных фаун в морских бассейнах Панбореальной надобласти. Результаты такой работы дают возможность не только объяснить особенности дифференциации биоты в пространстве, но и уточнить конфигурацию палеоакваторий, географических барьеров, контролировавших инвазии и изоляцию биоты, а также палеобиогеографическое районирование. В итоге, карты магистральных путей инвазий могут быть полезны при оценке корреляционных возможностей региональных стандартных шкал и их потенциала для построения стандартов более высокого ранга (например, Бореального стандарта).

Сходство или различие таксономического состава географически дискретных морских биот, на основе которых оценивается связь между ними, определяется многими объективными причинами, из которых одни ослабляют эту связь (буферы), а другие усиливают (триггеры). К первой, буферной, группе относятся 1) большое географическое расстояние при относительно свободной связи между морскими бассейнами, 2) изолирующие географические барьеры (сухопутные мосты, острова и архипелаги, подводные котловины или поднятия, морские течения), 3) низкая способность таксонов к расширению ареалов. Факторы второй, триггерной, группы: 1) свободная связь между бассейнами, 2) канализирующие факторы - морские течения, конфигурация берегов, островов и подводных поднятий, 3) высокая инвазионная активность таксона. Эти причины следует учитывать при анализе связей между биотами при условии, что влияние субъективных причин при определении таксономического сходства биот (низкая или различная изученность таксонов разных территорий; взгляды систематики на объем сравниваемых таксонов и пр.), является минимальным.

Вышеприведенный перечень показывает, что большинство причин, влияющих на связь различных биот, являются географическими, поэтому полноценная реконструкция инвазионных путей зависит от надежности применяемой палеогеографической основы. Ее выбор может существенно повлиять на пространственную конфигурацию реконструированной инвазионной структуры. В первую очередь это относится к глобальным палеотектоническим моделям (Seton et al., 2012; Wright et al., 2013; Scotese, 2014; Müller et al., 2019 и др.), в которых по разному рассматривается положение не только многочисленных микроплит, но и крупных литосферных плит. Разница между этими моделями может быть настолько существенной, что соотношение географических расстояний и барьеров, разделявших или связывавших палеобиоты, будет заметно отличаться. При инвазионных реконструкциях для юрского времени в пределах Арктики особенно важно учитывать конфигурацию террейнов Северной Америки и Северо-Востока Евразии, взаимное положение которых в разных моделях наиболее изменчиво.

В данной работе используется, в основном, новейшая глобальная палеотектоническая реконструкция Д. Мюллера с соавторами (Müller et al., 2019), которая, с одной стороны, разработана с учетом более сложной модели движений и деформаций плит, чем в более ранних версиях, а с другой в наибольшей степени отвечает рассмотренной выше инвазионной структуре. При анализе расположения морских бассейнов в бате и келловее на территории, соответствующей западной и северной части Лавразии и северо-западных участков Тетиса, учитывались различные палеогеографические реконструкции регионов Европы, Русской плиты, Сибири, Арктики

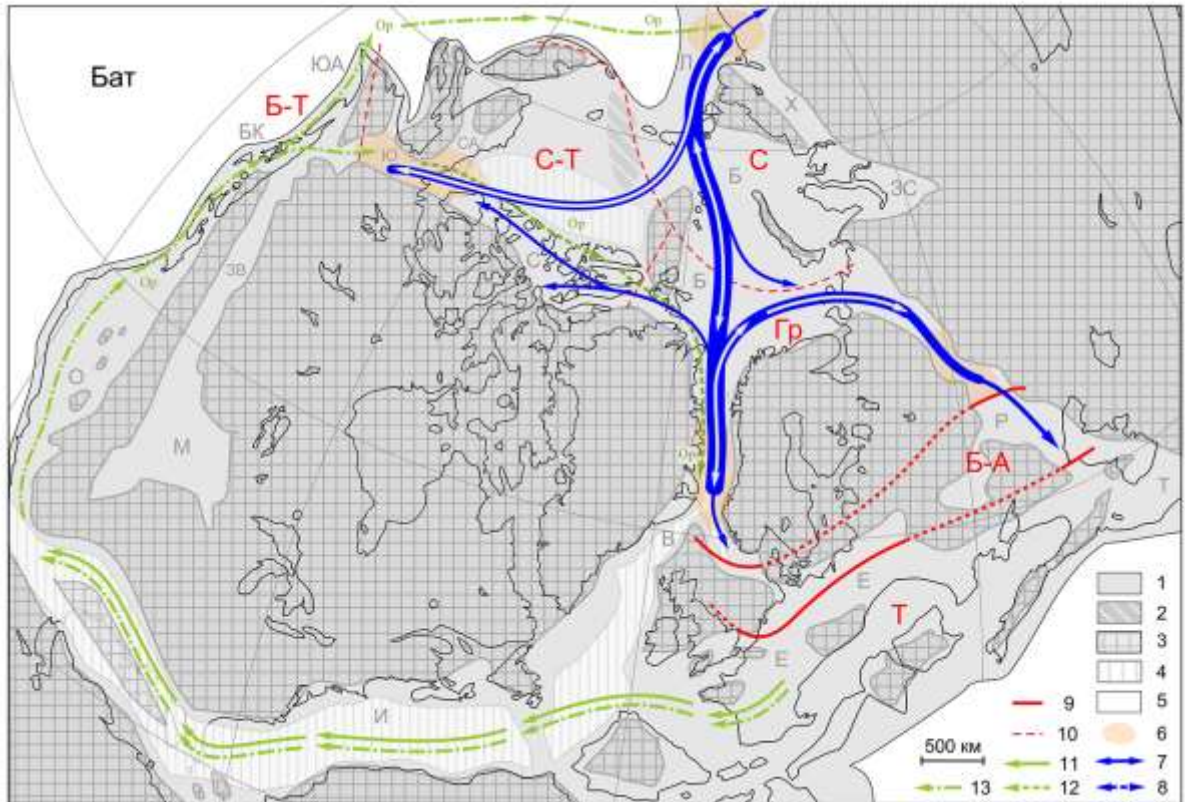
и Северной Америки (Сазонов и др., 1961; Крымгольц и др., 1968; Гучков, 1973; Тазихин и др., 1975; Ziegler, 1988; Ронов и др., 1989; Golonka et al., 1996; 2003; Dercourt et al., 2000; Nokleberg et al., 2001; Гриненко и др., 2009; Конторович и др., 2013; Wilhem, 2014; Scotese, 2014; Nikishin et al., 2019 и др.).

Инвазионные магистрали - это наиболее вероятные и стабильные пути распространения биоты в географическом пространстве. Для кардиоцератид в бате и келловее ими служили преимущественно области шельфа северной и северо-западной части Лавразии, к которым на юго-западе (20-50° 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). Южные моря соединялись с бассейнами Арктики через Печорскую акваторию и коридор Викинг на востоке и через северную часть Западного Внутреннего моря на западе. Потенциально эти моря образовывали сообщающуюся систему, в которой кардиоцератиды могли относительно свободно мигрировать в любом направлении. Однако, на протяжении бата и келловее конфигурация инвазионных путей постоянно изменялась (**рис. 2.5.9, 2.5.10, 2.5.12, 2.5.14**), при этом перемены затрагивали их количество, длину, положение и активность. Такие изменения не случайны и отражают частные преобразования палеогеографических обстановок - появление новых проливов между бассейнами, барьеров, способствующих изоляции и пр.

В *батском веке* инвазионная структура кардиоцератид была наиболее простой (**рис. 2.5.9**). Бореальные инвазии не проникали в Европейское море и западные бассейны американского сектора Лавразии, а инвазионная активность затрагивала, преимущественно, бассейны Арктики. Наиболее активной была Лаптевско-Гренландская меридиональная двусторонняя магистраль (протяженность около 4100 км), что подразумевает хорошую связь бассейнов вдоль этой оси. Столь же высокая активность этого пути инвазий существовала, вероятно, еще в байосе, но в келловее она почти исчезла. Вероятно, этому способствовали не только палеогеографические канализирующие триггеры (конфигурация бассейнов), но и внутренняя специфика сообществ кардиоцератид. В бате основными центрами их происхождения являлись



Сибирский и Гренландский центры, а остальные (в первую очередь Среднерусский) еще не появились или были слабо развиты, поэтому их инвазионная активность была ничтожной. Второстепенные инвазии кардиоцератид из Гренландского центра распространялись, в основном, по односторонним изогнутым магистралям - Гренландско-Среднерусской, на восток (3800 км) и Гренландско-Свердрупская, на запад (4500 км).



**Рис. 2.5.9.** Изменение структуры инвазионных магистралей кардиоцератид в Панбореальной надобласти в бате и келловее. Реконструкции положений инвазионных путей проведены на основе анализа инвазионной структуры (рис. 2.5.5 - 2.5.8), палеотектоническая конфигурация материков и террейнов по моделям Müller et al., 2019, палеогеографическая основа по Сазонов и др., 1961; Крымгольц и др., 1968; Тазихин и др., 1975; Ziegler, 1988; Ронов и др., 1989; Golonka et al., 1996; 2003; Dercourt et al., 2000; Wilhem, 2014; Scotese, 2014; Nikishin et al., 2019 и др. **Обозначения легенды:** 1 - шельф, 2 - область вероятных поднятий, вероятной суши (хр. Ломоносова, по Nikishin et al., 2019), 3 - материковая суша, 4 - область растяжения и погружения, 5 - океан, 6 - области и центры видообразования, 7 - инвазионные магистрали неэндемичных кардиоцератид (толщина линии соответствует активности инвазии; стрелки направлены в сторону уменьшения инвазионного потенциала), 8 - магистрали инерционной инвазии кардиоцератид (по эндемикам), 9 - границы между палеобиогеографическими областями и надобластями, 10 - границы между палеобиогеографическими провинциями Арктической области, 11 - пути инвазий не эндемичных аммонитов тетического происхождения, 12 - пути инерционных инвазий аммонитов тетического происхождения (эндемиков), 13 - пути инвазий позднебайосских аммонитов тетического происхождения. **Палеогеографические территориальные единицы:** Б - Баренцевоморский бассейн, БК - бассейн Британской Колумбии, В - "коридор Викинг", Е - Европейское море, ЗС - Западно-Сибирский бассейн, И - "Испанский коридор", К - Колымский бассейн, Л - Лаптевский бассейн, М - бассейн Монтаны, О - Омолонский бассейн, С - бассейн Свердруп, СА - бассейн Северной Аляски, Р - Русское море, Т - Туранский бассейн, Ю - Юконский бассейн, ЮА - бассейн Южной Аляски. Палеобиохории: Б-А - Бореально-Атлантическая область, Б-Т - Бореально-Тихоокеанская провинция, Гр - Гренландская провинция, С - Сибирская провинция, С-Т - Северо-Тихоокеанская провинция, Т - Тетическая область. **Обозначения таксонов:** Ch - *Choffatia*, Е - *Erymnoceras*, Gr - *Grossouvria*, Н - *Homoeoplanulites*, Оп - *Oppeliidae*, Р - *Peltoceras*, R - *Rursiceras*.



Связь между Юконским и Сибирским центрами видообразования осуществлялись по двусторонней изогнутой магистрали на запад (3700 км). В раннем бате, в фазу *Ishmae*, Лаптевско-Гренландская магистраль продолжалась на север к Восточно-Азиатскому морю через Лаптевско-Колымскую одностороннюю магистраль (2500 км) до палеошироты 85° СШ (террейн Вилигия, по Shepard et al., 2013). Этот маршрут был освоен арктоцефалитинами еще в позднем байосе, в фазу *Arcticus*.

В *раннем келловее* (рис. 2.5.10) появляются и активно развиваются четыре новых центра видообразования - Среднерусский, Западно-Европейский (запад Европейского моря - территория Англии и северной части Франции), Средне-Европейский (Южная Германия) и Бореально-Тихоокеанский (Южная Аляска и Британская Колумбия). Это вызвало расширение ареала кардиоцератид и, как следствие, изменение конфигурации и протяженности инвазионных магистралей. Резко снизилась активность Гренландского центра, что обусловило перераспределение инвазионных путей. В инвазионной структуре выделяются две наиболее активные двусторонние магистрали, которые служили каркасом всей системы: Юго-Восточная (9500 км) и Северо-Западная (5550 км). Первая, самая активная, дуговидно изогнутая к северу, сформирована четырьмя центрами видообразования (Среднерусский, Западно-Европейский, Средне-Европейский и Гренландский). Основными донорами мигрантов-кадоцератин являлись Среднерусский и Западно-Европейский центры, в меньшей степени - Гренландский (в начале раннего келловоя). Средне-Европейский центр был акцептором мигрантов (предположительно, из Среднерусского центра), и последние здесь дали начало сугубо эндемичной филолинии кадоцератин (*Cadoceras suevicum* Call. et Dietl, *C. quenstedtiforme* Mitta et al., и *C. wutachense* Mitta et al. по [Mitta et al., 2015]). Такая инвазия здесь рассматривается как *инерционная*.

На большей части периметра Юго-Восточной магистрали обмен мигрантами был двусторонним, и только на краевых частях направление инвазии проходило в одном направлении. Среднерусский сегмент магистрали в фазу *Elatmae* дал несколько направлений инвазий в северную часть перитетических бассейнов (Туранского, Крымского, Балканского, Северо-Кавказского). Не исключено, что между ними существовал обмен бореальными таксонами по самостоятельной магистрали от Северо-Кавказского бассейна до Швабско-Баварского. Об этом свидетельствуют находки *C. suevicum* на Северном Кавказе (Митта, 2011, табл. 4, фиг. 1), *C. falsum* в Крыму (Гуляев, Рогов, 2015, табл. 1, фиг. 10) и Северном Кавказе (Топчишвили и др., 2006, табл. 55, фиг. 1), *Cadoceras* aff. *elatmae* гор Стара Планина (Сапунов, Начев, 1959, табл. 9, фиг. 3,4,6),

*Cadochamoussetia tschernyschewi* в Северной Юре (Dietl, Gygi, 1998, taf. 5, fig. b, c) (рис. 2.5.11). Глубина проникновения кардиоцератид на юг в этом секторе является максимальной - для Балканского бассейна - 20° СШ, в Европейском море - 18° СШ. Возникновение обходного пути инвазий бореальной фауны в Европейское море через перитетические бассейны можно объяснить существованием в бате и раннем келловее сухопутного барьера между Русским и Европейским морями. Припятский пролив, соединяющий эти моря, мог появиться не раньше среднего келловоя (Сазонова, Сазонов, 1967).

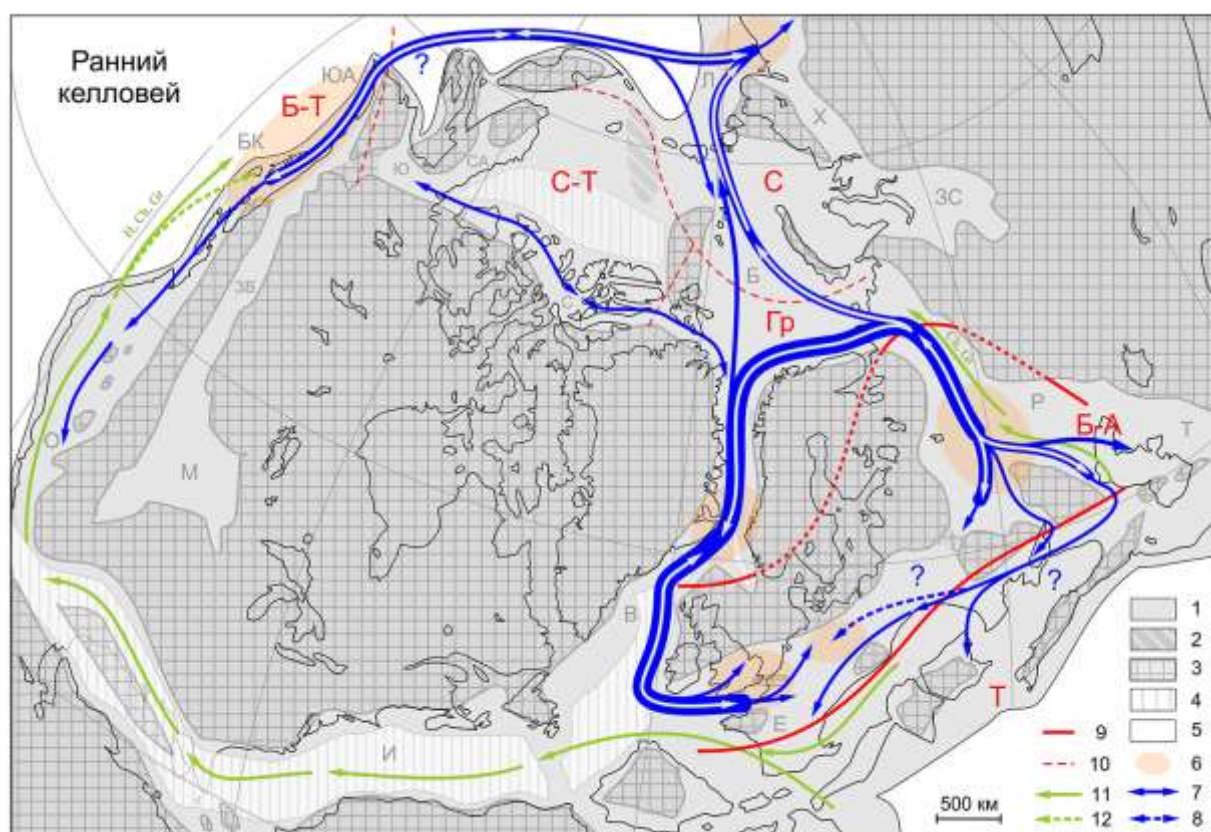


Рис. 2.5.10. Изменение структуры инвазионных магистралей кардиоцератид в Панбореальной надобласти в бате и келловее. Продолжение: ранний келловей. Обозначения см. на рис. 2.5.9.

В Северо-Западной магистрали происходил активный двусторонний обмен кадоцератинами между Сибирским и Бореально-Тихоокеанским центрами уже с самого начала раннего келловоя. Благодаря этому развитие в них некоторых таксонов (например, *Cadoceras* (*Paracadoceras*)) происходило одинаково и сформировало близкие комплексы кадоцератин, заметно отличные от бореально-атлантических. Такому обмену способствовали большая удаленность Лаптевского и Южно-Аляскинского бассейнов от Европейского (7000 км и 9550 км) и Среднерусского (5000 км и 8500 км) морей, что значительно превышало расстояние между ними (3300 км). Кратчайший путь инвазий из

возможных протягивался вдоль северной кромки шельфа Арктического бассейна, образованного террейнами Чукотского полуострова, северной и центральной части Аляски (Руби и Фаруэлл, по модели Мюллера и др.). Альтернативный путь мог проходить южнее этих террейнов, но поскольку его протяженность (4600 км) превышала предыдущий на 40%, то он представляется менее вероятным. Подтверждением этого может служить отсутствие среди раннекелловейских кадоцератин Северной Аляски и Юкона явных бореально-тихоокеанских видов. Этот регион был, преимущественно, акцептором мигрантов со стороны Гренландского центра по Гренландско-Свердрупской магистрали.

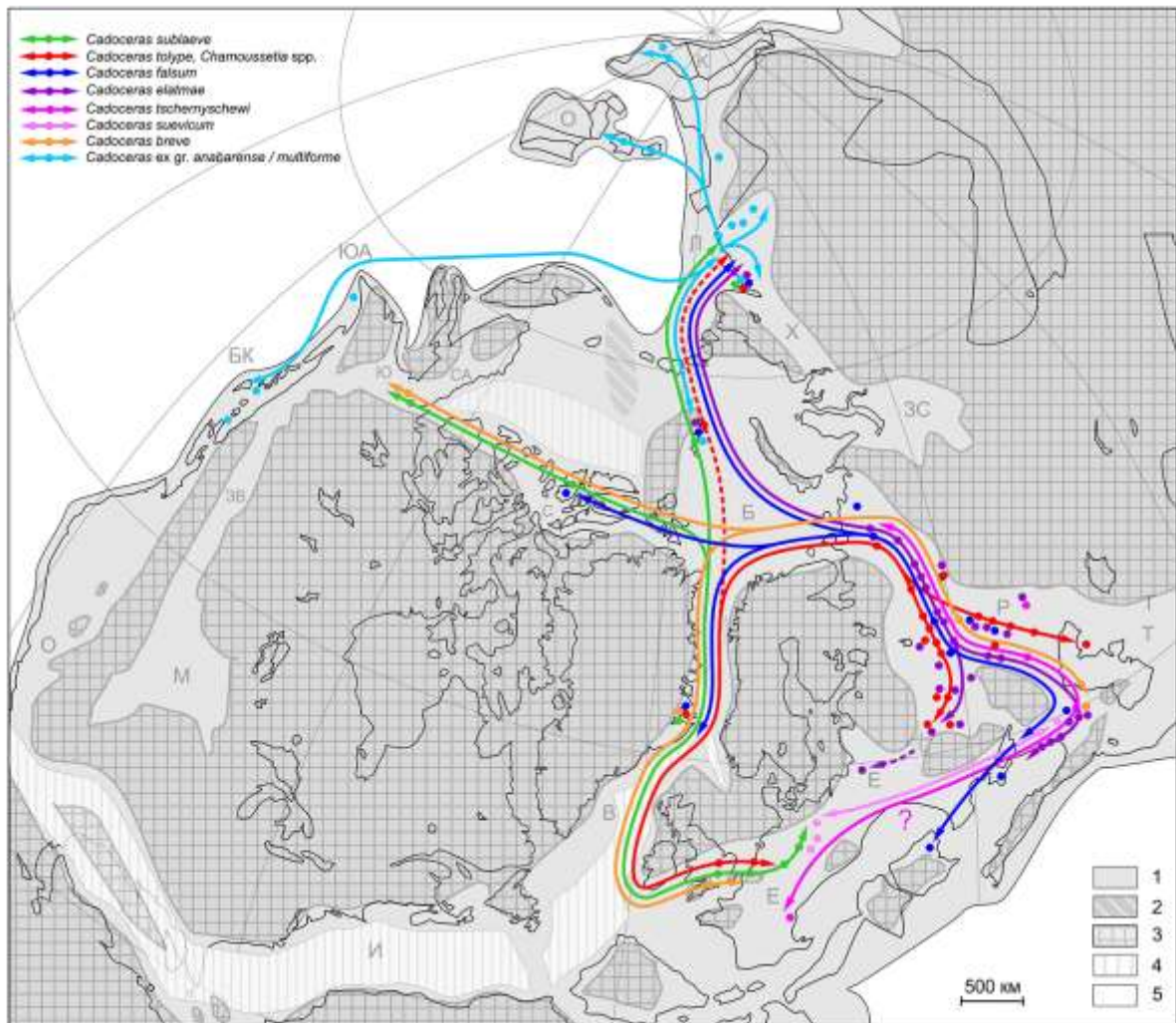
Основная часть Северо-Западной магистрали располагалась между Лаптевским бассейном и Британской Колумбией, где осуществлялась двусторонняя инвазия. Южнее Колумбийского бассейна инвазия продолжалась в одностороннем порядке и заканчивалась слепой ветвью в Орегонском бассейне. Соответственно, с учетом этой ветви, длина Северо-Западной магистрали должна была составлять около 7000 км, а крайняя южная точка проникновения кардиоцератид на западе Лавразии соответствовала 20° СШ. Примерно на этой же широте заканчивалось продвижение семейства на юг и в Юго-Восточной магистрали в Европейском море.

Северо-Западная и Юго-Восточная магистрали соединялись Лаптевско-Францевско-Печорской (ЛФП) магистралью (3500-3700 км), по которой осуществлялся двусторонний обмен мигрантами-кадоцератинами между высоко- и низкобореальными акваториями. Это способствовало обогащению видового состава сибирского комплекса кадоцератин среднерусскими видами, а среднерусского - сибирскими. Максимальной активности инвазия достигала в моменты эвстатических максимумов - в середине и конце фазы *Elatmae* (гемера *falsum* и *elatmae*), в начале фазы *Koenigi* и в фазе *Enodatum*. Фазы эвстатического подъема были наиболее благоприятны для случайного заноса в Среднерусский бассейн бореально-тихоокеанских видов. Этот вариант маловероятен, учитывая большую суммарную протяженность обеих магистралей (Северо-Западной и ЛФП), но полностью его исключить нельзя.

В фазу *Elatmae* распространение кадоцератин в Панбореальной надобласти, вероятно, было максимальным для раннего келловя (рис. 2.5.11). Паракадоцерасовая группа достигает на севере Колымского и Восточно-Азиатского морей до палеошироты 85° СШ по Лаптевско-Колымской магистрали (2500 км), а на юге - палеошироты Крыма и Предбалкан (21-26° СШ).

В фазе *Subpatruus* (момент эвстатического минимума) инвазии в Панбореальной надобласти почти прекратились и кадоцератины формировали эндемичные филолинии в

полуизолированных бассейнах. Только в самом начале этой фазы (гемера *tchernyschewi*) инвазии продолжались в южной части Бореально-Атлантической области и северного Перитетиса, в результате чего вид *Cadochamousetia tchernyschewi* проник в Северо-Кавказский бассейн и дошел до Юрско-Швабского бассейна. Начиная с гемеры *surensis* инвазии в этом направлении прекратились вплоть до позднего келловее.

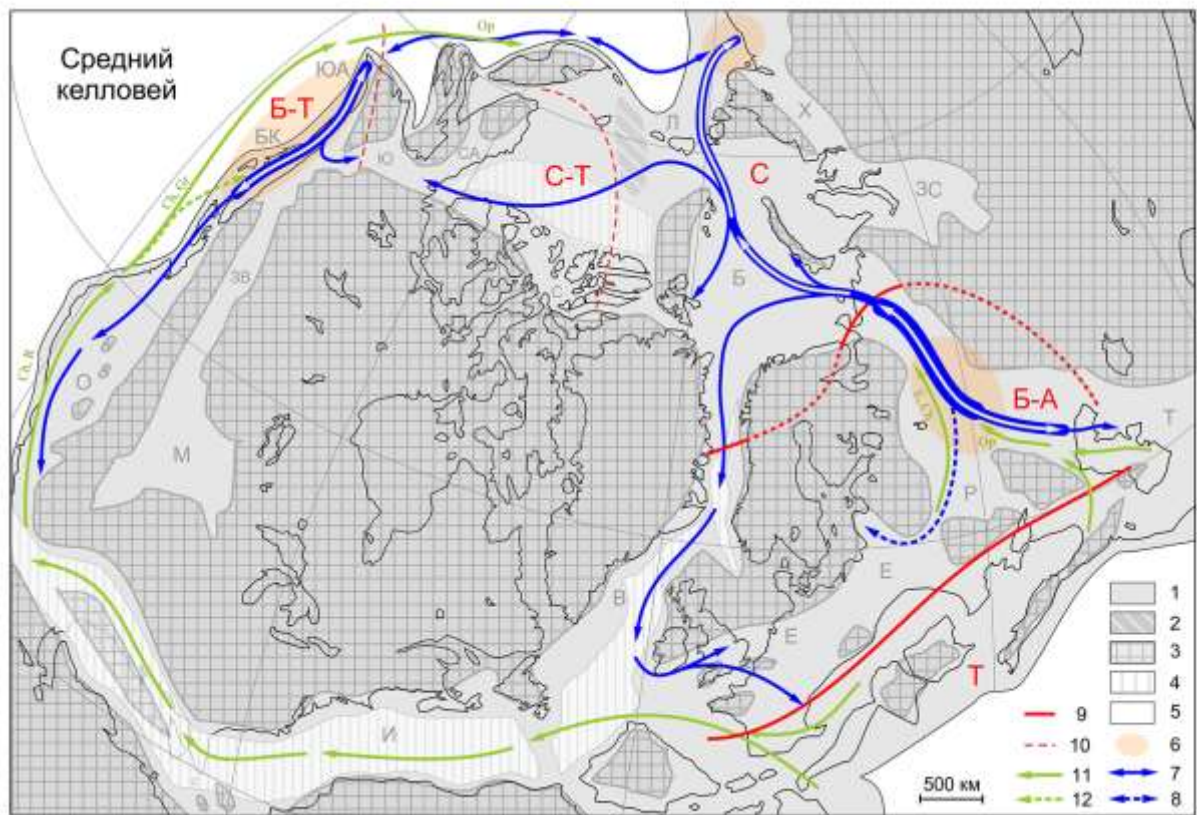


**Рис. 2.5.11.** Пути инвазий не эндемичных видов кардиоцератид преимущественно бореально-атлантического происхождения в раннем келловее. Условные обозначения см. на рис. 2.5.9.

В *среднем келловее* структура инвазионных магистралей, сформированных в раннем келловее, в целом, сохранилась, но их активность существенно уменьшилась (**рис. 2.5.12**). В наибольшей степени ослабевает Юго-Восточная магистраль, что связано с исчезновением большинства центров видообразования: из четырех, существовавших в раннем келловее, остается только один - Среднерусский. Вследствие этого инвазия по ней становится односторонней, с направлениями на запад, в сторону Гренландского и Британского бассейнов, и на юго-восток - к Туранскому бассейну. Среднерусский центр оказывается единственным источником инвазий кардиоцератид, которые на западе за



пределы Англо-Нормандского бассейна не распространяются. В Туранском бассейне инвазии глубоко внутрь не проникали, доходя лишь до Мангышлакской акватории. В итоге, протяженность Юго-Восточной магистрали, в целом, уменьшается от 9500 км до



**Рис. 2.5.12.** Изменение структуры инвазионных магистралей кардиоцератид в Панбореальной надобласти в бате и келловее. Продолжение: средний келловей. Обозначения см. на рис. 2.5.9.

8000 км. Наиболее активно среднерусские кардиоцератиды распространялись внутри Русского моря, в Среднерусском и Печорском бассейнах, и, в меньшей степени за его пределами. Основной путь их инвазий в высокобореальные районы проходил по Лаптевско-Францевско-Печорской магистрали. Движение по ней было двусторонним, поскольку Сибирский центр видообразования в среднем келловее сохранил свою активность и даже усилился. Обмен мигрантами привел к тому, что виды среднерусского происхождения активно проникали в Лаптевский и Францевский бассейны (в первую очередь *C. (Rondiceras) milashevici*), а сугубо арктические виды, включая бореально-тихоокеанские, могли изредка доходить до Среднерусского бассейна. Такие инвазии усиливались в моменты эвстатических максимумов - в начале фазы Jason (*Milashevici*) и в середине фазы Coronatum (*Stenolobum*) и могли проникать далеко на север, вплоть до Аргунского залива Восточно-Азиатского моря (по Крымгольц и др., 1968), территории современного Западного Приохотья (палеоширота 89° СШ, по модели [Müller et al., 2019]), где отмечаются находки *C. milashevici* (Тучков, 1960).

Менее активно распространялись среднерусские мигранты на запад, по Францевско-Свердрупской односторонней магистрали (вдоль 51-54° СШ), что привело к распространению *C. (Rondiceras) milashevici* от Баренцевоморского бассейна до бассейна Юкона (рис. 2.5.13).

В Северо-Западной магистрали двусторонняя связь между Сибирским и Южно-Аляскинским бассейном сохранилась, но существенно ослабела. Бореально-Тихоокеанский центр не потерял свою активность, а его мигранты продолжали продвижение на юг вплоть до Калифорнийского бассейна (16-17° СШ), достигнув на юге максимального продвижения в Панбореальной надобласти. Часть бореально-тихоокеанских видов проникала на восток в Юконский бассейн. Это свидетельствует о существовании пролива, соединявшего его с бассейном Южной Аляски в среднем келловее. В раннем келловее такой пролив, вероятно, отсутствовал.

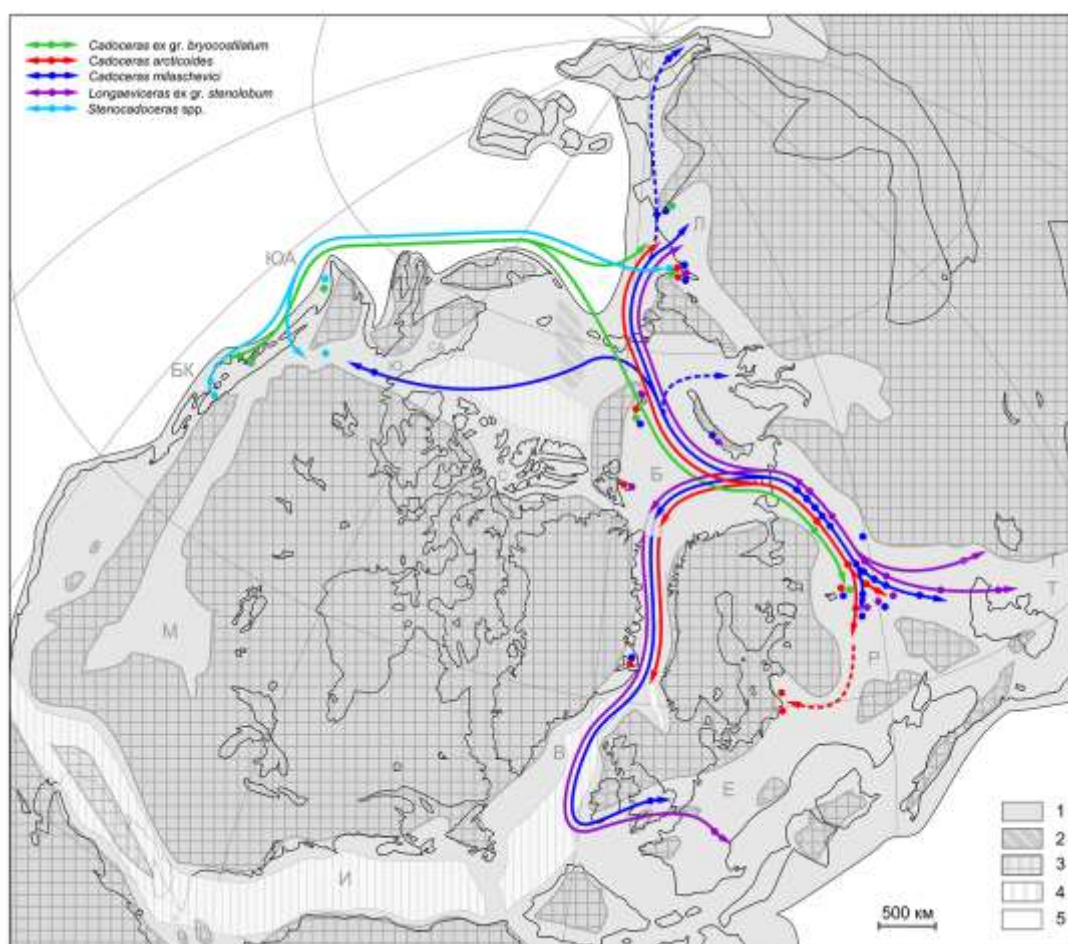
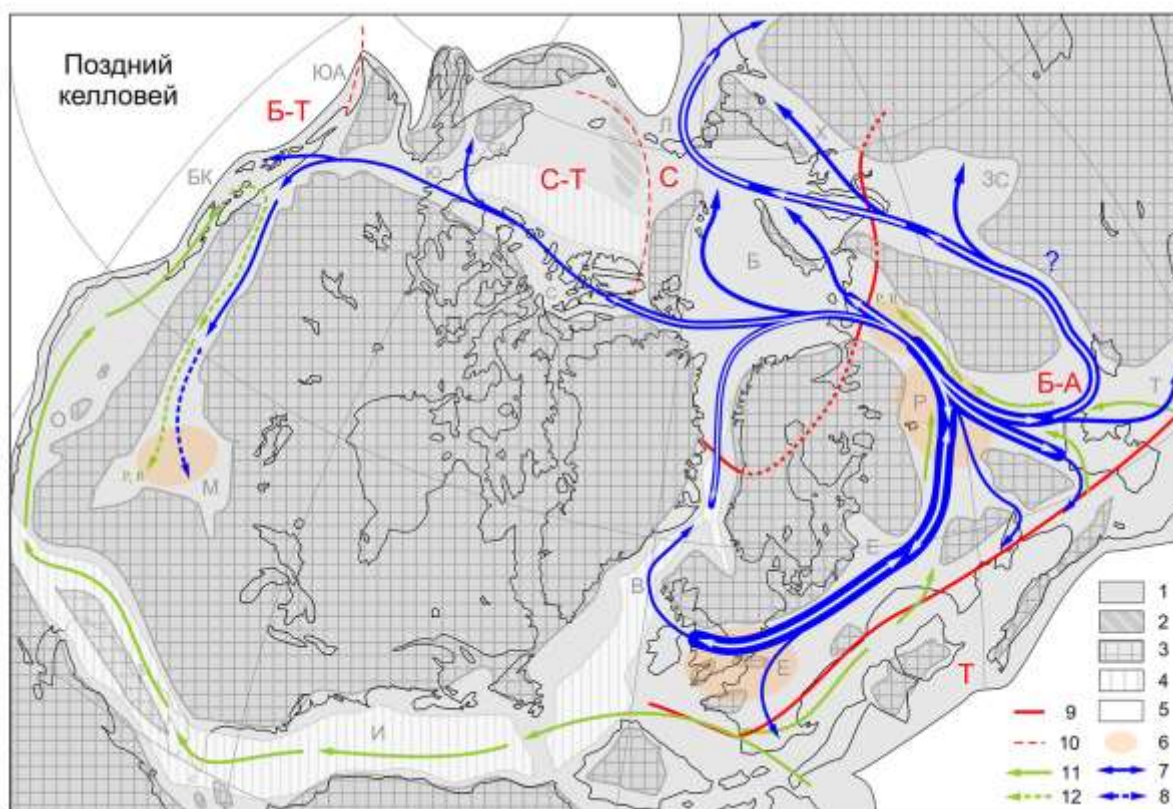


Рис. 2.5.13. Пути инвазий не эндемичных видов кардиоцератид преимущественно бореально-атлантического происхождения в среднем келловее. Условные обозначения см. на рис. 2.5.9.

В *позднем келловее* происходит существенная перестройка инвазионных магистралей (рис. 2.5.14). Она связана с повторным появлением и сильным развитием Европейского центра видообразования, возникновением Печорского центра и угасанием



Сибирского и Бореально-Тихоокеанского центров. При этом формируются новые акцепторы инвазий - Западно-Сибирское море и бассейн Монтана. В результате инвазионная активность в целом смещается на юго-восток, где образуются две мощные магистрали - Юго-Восточная и Западно-Сибирская. Первая полностью замыкается вокруг Балтийской суши и является двусторонней и наиболее активной на юге и юго-востоке (Европейское и Русское море), а на северо-западе - односторонней, в области Гренландской акватории, которая была акцептором мигрантов с юга, со стороны Европейского моря, и с севера, со стороны Баренцевоморского бассейна. Южный сегмент магистрали является главным и, видимо, единственным, донором мигрантов в Панбореальной надобласти, в основном видов и родов подсемейства *Quenstedtoceratinae*. Его появлению способствовало развитие Припятского пролива, связавшего Польский бассейн и Русское море (Сазонова, Сазонов, 1967), что доказывается распространением морского верхнего келловея в Припятском прогибе (Garetskii et al., 2004). В среднем келлоеве эта связь была менее очевидной и до сих пор доказывается косвенным образом (палеофаунистически).



**Рис. 2.5.14.** Изменение структуры инвазионных магистралей кардиоцератид в Панбореальной надобласти в бате и келлоеве. Продолжение: поздний келлоеве. Обозначения см. на рис. 2.5.9.

Юго-Восточная магистраль дает начало всем остальным магистралям, инвазионная активность которых была ниже. Самой активной из них была Западно-Сибирская

магистраль, начинавшаяся в Среднерусском и Туранском бассейнах и проходившая транзитом Западно-Сибирское море в Лаптевский бассейн (возможно через Хатангский пролив). Несмотря на то, что в различных палеогеографических реконструкциях в средней юре связь по проливу между южной частью Русского моря и Западно-Сибирским бассейном отрицается, его существование в конце келловее весьма вероятно. В западно-сибирском комплексе кардиоцератид присутствует настолько много типично среднерусских видов, отсутствующих в верхнем келловее Печорской плиты, что приходится признать связь этих бассейнов именно на юге.

Инвазии по Западно-Сибирской магистрали в Лаптевский бассейн продолжались только в первой половине позднего келловее (фаза *Nikitini*). В это время в Лаптевский бассейн проникают *Longaeviceras*, после чего распространяются дальше на север на 900 км по Лаптевско-Колымской магистрали до моря Черского (подтверждается находками *L. nikitini* в бассейне р. Яны [Sev et al., 1993, pl. 76, fig. 1-3]). В фазу *Lamberti* миграционный поток в северо-сибирские акватории прекратился.

В северо-западном сегменте Юго-Восточной магистрали в позднем келловее сформировалось самостоятельное одностороннее ответвление на запад - магистраль Свальбард-Монтана (7300 км). В фазе *Nikitini* инвазия достигла бассейна Северной Аляски, что доказывается нахождением в верхнем келловее хребта Брукса *Longaeviceras lahuseni* и *L. nikitini* (Imlay, 1976, fig. 1-4, 7-22). В начале фазы *Lamberti* еще дальше на запад, в бассейн Британской Колумбии, проникают настоящие *Lamberticeras* и *Quenstedtoceras* среднерусского и печорского типов. Их потомки в конце фазы *Lamberti* продвигаются в Западное Внутреннее море, где формируют эндемичный вид *L. collieri* Reeside. Таким образом, инвазия кардиоцератид в эту систему акваторий была инерционной.

...

На протяжении бата и келловее 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. 2.5.6; рис. 2.5.15). 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



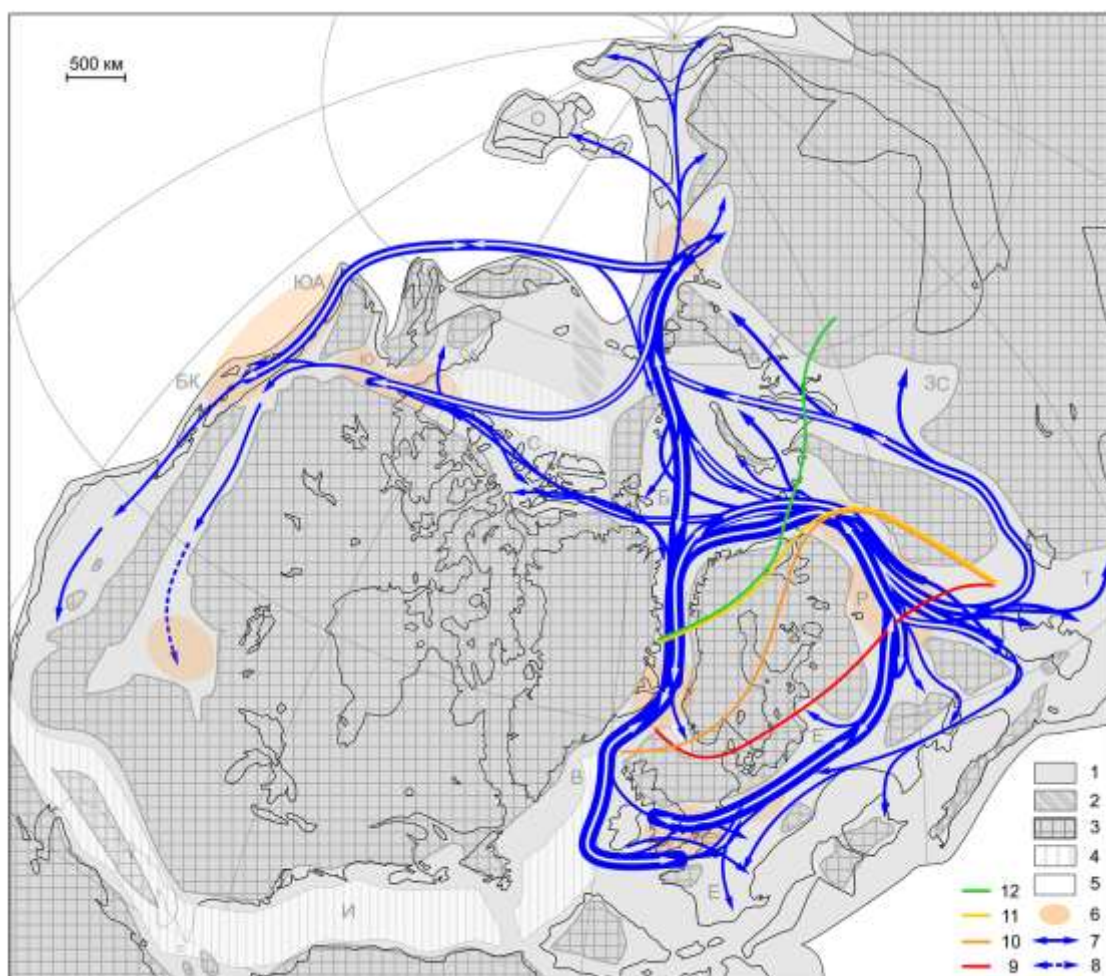
таксономический состав не характеризуется выраженной спецификой и, в той или иной степени, близок большинству соседних регионов. В первую очередь к транзитным областям относится Баренцевоморский бассейн (ЗФИ, Новая Земля, Шпицберген) и, в меньшей степени, Свердрупский бассейн (Арктическая Канада, включая Юкон), Лаптевский и Печорский бассейны.

**Табл. 2.5.6.** 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	20
Северо-Западная					7000	2	2	5	7500	2	2	4				
Лаптевско-Францевско-Печорская					3600	2	1	4	3600	2	1	5				
Гренландско-Свердрупская	4500	1	1	4	4500	2	1	2								
Лаптевско-Свердрупская	3700	2	2	6												
Францевско-Свердрупская									2200	1	0	1				
Лаптевско-Колымская	2500	1	1	3	2500	1	1	1					900	1	0	1
Западно-Сибирская													6200	1	1	11
Свальбард-Монтана													7300	1	1	4

Расселение кардиоцератид контролировалось несколькими причинами, в первую очередь конфигурацией морских бассейнов, климатом и имманентно присущей таксонам инвазионной активностью. Палеогеографическая обстановка в бате и келловее менялась не существенно, поэтому не могла радикально повлиять на изменение инвазионных путей. Появление некоторых новых магистралей и закрытие старых было связано с локальным открытием проливов, например, гипотетического турано-сибирского коридора, соединившего в позднем келловее Западно-Сибирское и Русское моря. Сухопутный барьер мог существовать в раннем келловее между бассейнами Юкона и Британской Колумбии, что способствовало изоляции их фаун.

Приуроченность кардиоцератид к определенным палеоширотам характеризует их климатические предпочтения. Несмотря на то, что эта группа имеет бореальное происхождение, ее трудно рассматривать как преимущественно арктическую. Меньшая часть разнообразия видов этого семейства отмечается для полярных широт, в то время как максимальная численность видов характерна для тропических и субтропических широт (**таб. 2.5.7**).



**Рис. 2.5.15.** Совокупная структура инвазионных магистралей кардиоцератид бата и келловее в Панбореальной надобласти. Реконструкция получена путем сложения карт инвазионных магистралей бата, раннего, среднего и позднего келловее. **Обозначения легенды:** 1 - шельф, 2 - область вероятных поднятий, вероятной суши (хр. Ломоносова, по Nikishin et al., 2019), 3 - материковая суша, 4 - область растяжения и погружения, 5 - океан, 6 - области и центры видообразования, 7 - инвазионные магистрали неэндемичных кардиоцератид (толщина линии соответствует активности инвазии; стрелки направлены в сторону уменьшения инвазионного потенциала), 8 - магистрали инерционной инвазии кардиоцератид (по эндемикам), 9-12 - северная граница Бореально-Атлантической области (9 - в бата, 10 - в раннем келловее, 11 - в среднем келловее, 12 - в позднем келловее). Условные обозначения палеогеографических территориальных единиц см. на рис. 2.5.9.

Например, Северо-Западная Европа в конце средней юры располагалась на широте современного Персидского залива, а центр Европейской России - на широте Туниса, при этом они отличались максимальными значениями численности видов этого бореального, по происхождению, семейства. Сомнительные находки кардиоцератид (не подтвержденные изображениями) отмечаются Тьерри (Thierry, 1976) даже на Пиренейском полуострове и Северной Африке (т.е. до палеошироты 8° СШ). Из регионов, расположенных в средней юре за полярным кругом, высоким разнообразием кардиоцератид характеризуется только Северная Сибирь, но и оно не достигает такого значения численности, как в южнее расположенных регионах. В целом, средняя максимальная численность видов кардиоцератид приурочена к 37 параллели (по моде),

что соответствует широте современного субтропического климатического пояса. Широтный пояс высокого видового разнообразия кардиоцератид располагался в диапазоне 33-44° СШ, в котором, кроме Русской плиты, находились Восточная Гренландия, Туранская плита и Британская Колумбия. Эти значения палеоширот характеризуют климатическую зону, в которой существование кардиоцератид было оптимальным. Если это так, то достаточно высокое видовое разнообразие в Лаптевском бассейне (Северная Сибирь) представляется несколько завышенным. Если исключить из рассмотрения ряд субъективных факторов (ошибки в определениях, субъективное завышение количества видов и пр.), то объяснить высокое разнообразие кардиоцератид в Северной Сибири можно влиянием на Лаптевский бассейн в средней юре теплого течения из Палеопацифики с северо-восточным направлением (предполагавшееся еще в [Сакс и др., 1964]), аналогичного по природе современному Северо-Тихоокеанскому течению.

**Табл. 2.5.7.** Палеошироты регионов Панбореальной надобласти в бате и келловее (на основе моделирования в GPlates по Müller et al., 2019) и суммарное разнообразие кардиоцератид.

регионы	диапазон палеоширот, СШ	количество видов в бате и келловее
Калифорния	17-26	1
С-З Европа	17-25	47
Монтана	18-24	1
Стара-Планина	20-21	1
Крым	26	3
С. Кавказ	27-30	11
Восточная Гренландия	33	33
Туранская плита	31-35	10
Русская плита	35-45	94
Британская Колумбия	36-47	11
Печорская плита	47-49	32
Шпицберген	48	14
Северная Аляска, Юкон, Арктическая Канада	48-58	17
Новая Земля	51-56	10
Земля Франца-Иосифа	53-56	23
Южная Аляска	55	24
Западная Сибирь	55-59	11
Северная Сибирь (Таймыр - низовья Лены)	67-70	50
Бассейн р. Яна (Янское нагорье)	75	2
Бассейн р. Вилига (Колымское нагорье)	85	2
Западное Приохотье	89	1

Учитывая эти закономерности, не приходится удивляться глубине проникновения кардиоцератид на юг, до 17° СШ, и, одновременно, распространению встречных тетических инвазий в высокобореальные регионы. Аммониты тетического происхождения регулярно проникали в Арктику в бате и келловее с запада, со стороны северо-американского побережья Палеопацифики, и с востока, в Русское море. По западному

пути тетические инвазии распространялись в умеренные и приполярные широты неоднократно: в позднем байосе и раннем бате до Северной Сибири (род *Oxycerites*); в конце раннего келловея до Британской Колумбии (*Choffatia*, *Grossouvria* и *Homoeoplanulites* субсредиземноморского и тетического типов); в среднем келловее до Британской Колумбии (*Choffatia*, *Grossouvria*) и территории Корякского нагорья (*Lunuloceras* и *Zieteniceras* средиземноморско-кавказского типа, Сей, Калачева, 1983; Sei et al., 1993, pl. 76, fig. 4,7,8); в позднем келловее до Британской Колумбии и Монтаны (род *Peltoceras*). Максимальное проникновение тетических амонитов на север соответствовало 60-67° СШ в районе Лаптевского бассейна (род *Oxycerites*), вероятно, находившегося под влиянием теплого течения. Последнее способствовало не только тетическим инвазиям в бате, но и продвижению на приполярный северо-восток бореально-тихоокеанских кардиоцератид из бассейна Южной Аляски.

Источником тетических инвазий на западе, по всей видимости, был Испанский коридор (назван в [Smith, 1983]), который по палеобиогеографическим данным мог быть открыт уже начиная с ранней юры (Damborenea, 2000). Его ширина в средней юре, по новейшим реконструкциям (Sheppard et al., 2013; Müller et al., 2019), была достаточной для относительно свободного соединения западной части Тетиса и Европейского моря с восточной частью Палеопацифики. Другой, противоположный путь вдоль юго-восточного побережья Лавразии (предполагаемый (Сей, Калачева, 1983)) для инвазий аммонитов сугубо субсредиземноморского происхождения представляется менее вероятным. Он приблизительно на 7000 км длиннее, чем проход по Испанскому коридору. Согласно Вестерманну, Испанский коридор периодически закрывался, но в средней юре он был открыт в позднем байосе, в начале позднего бата и в келловее, причем, в конце раннего келловея его ширина была максимальной (Westermann, 1993, p. 194), что хорошо согласуется с вышеприведенными данными о моментах инвазий тетических групп аммонитов.

В Русском море тетические инвазии не проникали севернее Печорского бассейна, т.е. 48 параллели. Вероятно, этому препятствовал холодный сток из Баренцевоморского бассейна, существование которого подтверждается резким повышением индекса бореальности по аммонитам в северной части Среднерусского бассейна (Киселев, 2004).

Одной из основных причин, контролировавших распространение кардиоцератид, являлось изменение их инвазионной активности - особенности, имманентно связанной с развитием центров видообразования. Инвазионная активность магистрали может быть выражена ее длиной - криволинейным расстоянием, на которое способны расселяться

мигрирующие виды от своего центра происхождения, и количеством видов, которые использовали ее для распространения. Теоретически оба параметра должны прямо зависеть друг от друга: чем больше видов используют данный миграционный путь, тем вероятнее его удлинение и, соответственно, инвазионный эффект. Это предположение подтверждается хорошей корреляцией двух параметров ( $r = 0,7$ ).

Как показано выше, инвазионная активность изначально определяется наличием в данной географической единице достаточно мощного центра видообразования, способного производить необходимое количество новых видов. Если таких центров несколько в пределах одной инвазионной магистрали, и между ними происходит двусторонний обмен, то ее инвазионная активность увеличивается в несколько раз. Примером может служить Юго-Восточная кольцевая магистраль, которая к раннему келловее контролировалась четырьмя, а в позднем келловее - тремя центрами видообразования. В результате почти циклического обмена видами по этой магистрали, все входящие в нее центры являлись единым кластером видообразования. Этот кластер с помощью веток с односторонней инвазией в раннем келловее распространил мигрантов до Лаптевского бассейна, а в позднем келловее его влияние охватило *всю* Панбореальную надобласть. Такого успеха не достигли другие центры происхождения таксонов и связанные с ними магистрали.

Особенно мощный эффект при кольцевой связке центров видообразования дает полное замыкание инвазионной магистрали. Он проявился в позднем келловее в Юго-Восточной магистрали, чему, вероятно, в немалой степени способствовало развитие Припятского пролива. В северной ее части (Печорский и Среднерусский центры) в начале позднего келловее развилась группа *Longaeviceras nikitini*, ареал которой расширился на запад и юго-запад в сторону Гренландского и Западно-Европейского центров. Вероятно, именно здесь, в Северо-Западной Европе, от *Longaeviceras* произошел род *Lamberticeras* (что доказывается переходными видами, присутствующими только в этом регионе), который практически мгновенно по тому же кольцу распространился на восток в Среднерусский бассейн. Не исключено, что такой процесс происходил многократно (в нескольких гемерах) в отдельных сегментах магистрали. В результате это усилило видообразовательную мощь всех центров по триггерному эффекту и привело к инвазионному распространению *Longaeviceras* на 7100 км вплоть до 85°СШ, а *Lamberticeras* на 9500 км до Западного Внутреннего моря американского сегмента Лавразии. В раннем келловее Юго-Восточная магистраль была разомкнута в средней части Европейского моря (польско-германский сектор), поэтому двусторонний инвазионный обмен на юге между Среднерусским и Западно-Европейским центрами

отсутствовал (он был односторонним, со стороны перитетической ветки инвазий кардиоцератид). По этой причине данная магистраль, несмотря на объединение четырех центров видообразования, в раннем келловее была слабее, чем в позднем. Еще более разомкнута она была в среднем келловее, что в еще большей степени снизило ее инвазионную активность, несмотря на то, что на начало среднего келловоя приходится эвстатический максимум (Над, 2017), благоприятный для усиления миграционных процессов.

*Инвазии и границы палеобиохорем.* Основной биогеографический эффект инвазий - изменение таксономического сходства биот соседствующих географических единиц. Кардинальное увеличение сходства может привести к изменению границ и размеров палеобиохорем, а иногда к слиянию и исчезновению некоторых из них. Поскольку инвазии неразрывно связаны с развитием новых центров происхождения таксонов, то биогеографическая структура пространства отражает их эволюцию.

Наиболее заметные палеобиогеографические изменения в Панбореальной надобласти на протяжении бата и келловоя были связаны с изменением размеров и границ Бореально-Атлантической и Арктической областей, Гренландской и Северо-Сибирской провинций. Такого рода изменения были характерны не только для средней юры, но и для поздней (Захаров и др., 2003). Северная граница Бореально-Атлантической области на протяжении бата и келловоя смещалась к северу внутри Русского моря и коридора Викинг. В бате она располагалась в южной части Среднерусского бассейна, южнее ареала *Arcticoceras* (в раннем бате) и *Cadoceras* (в позднем бате), что соответствует современному Сызранско-Саратовскому Поволжью, на палеошироте 36-38°СШ. При этом Среднерусский и Печорский бассейны не имели выраженной биогеографической специфики и относились к Гренландской провинции Арктической области. В раннем келловее, после появления целого комплекса среднерусских кадоцератин и видов других семейств, южная граница Гренландской провинции смещается к северу, благодаря чему Бореально-Атлантическая область расширяется вплоть до северной границы Печорского бассейна (47-49°СШ). Эта ситуация сохраняется и в среднем келловее, при этом в структуре Арктической области происходят изменения: Гренландская провинция исчезает, а Баренцевоморский бассейн целиком входит в состав Северо-Сибирской провинции, а между последней и Восточно-Европейской провинциями появляется общая граница. В позднем келловее расширение БАО продолжается на северо-восток, что связано с включением в ее состав Западно-Сибирского бассейна. Соответственно, северная граница БАО в конце келловоя на востоке приближается к полярным широтам (58-61°СШ). Не исключено, что Западно-Сибирский бассейн мог относиться к БАО также

в раннем и среднем келловее, о чем свидетельствуют находки космоцератид (Aliphirov et al., 2016, fig. 2 (1-3)).

В коридоре Викинг северная граница БАО поднимается к северу только в среднем келловее, после того, как Восточно-Гренландский бассейн вошел в состав Западно-Европейской провинции. Это произошло вследствие исчезновения Гренландского центра видообразования и, соответственно, Гренландской провинции.

Отнесение Восточной Гренландии к Западно-Европейской провинции в среднем и позднем келловее является действием достаточно формальным. В среднем келловее большинство кардиоцератид в Восточной Гренландии и, практически, все, крайне немногочисленные, кардиоцератиды Западной Европы являлись среднерусскими мигрантами. Единичные их находки известны только в Англии - *Cadoceras milashevici* (Page, 1988, pl. 19, fig. 8), *C. arcticoides* (Page, 1994, taf. 17, fig. 3) и Франции - *Longaeviceras stenolobum* (Bourquin, Contini, 1969, fig. 1-5). Они проникали в коридор Викинг с севера, из Баренцевоморского бассейна, и редко распространялись восточнее Англо-Нормандского бассейна (рис. 2.5.11).

---

### *Заключение по главе*

Рассмотренная картина инвазий в Панбореальной надобласти имеет определенное значение для решения корреляционно-стратиграфических задач. Это связано с тем, что инвазионные таксоны наиболее пригодны для межрегиональных корреляций. Отметим следующее:

1. На протяжении бата-келловей наиболее стабильными центрами видообразования и источниками инвазий являлись Гренландский, Среднерусский и Северо-Сибирский центры. Вследствие этого они имеют особое значение для разработки панбореальных корреляционных схем. Для отдельных стратиграфических интервалов большое значение имеют Западно-Европейский центр (нижний и верхний келловей), Печорский центр (верхний келловей), Бореально-Тихоокеанский центр (нижний и средний келловей).

2. Размеры ареалов аммонитов напрямую зависели от инвазионного потенциала относящихся к ним центров видообразования. Поэтому географические единицы, обладающие достаточно высоким инвазионным потенциалом, являются источником видов-мигрантов, по которым можно осуществлять *прямую корреляцию*. В первую очередь это регионы, являвшиеся центрами видообразования.

2. Слабые инвазионные взаимодействия между различными палеобиохоремами привели к появлению параллелизмов в развитии кардиоцератид, в результате которых в палеобиохоремах, в той или иной степени изолированных друг от друга, порождались собственные филолинии. В них относительно независимо возникает близкая последовательность смены морфотипов и викарирующих таксонов, благодаря чему в двух и более биохоремах они образуют общие грады. Нарушение инвазионных взаимодействий между северо-западным и юго-восточным кластерами Панбореальной надобласти возникло в начале раннего келловея, но уже в конце первой трети раннего келловея связь между ними снизилась настолько, что кадоцератины начали развиваться независимо. Это привело к параллельному развитию кардиоцератид (кадоцератин), и к появлению град, состоящих из нескольких независимо возникших таксонов с близким морфотипом: в раннем келловее грады В (*C.(Protolongaeviceras)* и *C. (Protostenocadoceras)*), а в среднем келловее - грады С (*Longaeviceras* и *Stenocadoceras*) (рис. 1.6.8). Иногда связь между северо-западным и юго-восточным кластерами в отдельных местах восстанавливались. Примером может служить усиление связи между Северо-Сибирским и Среднерусским центрами в среднем келловее.

3. Слабая инвазионная связь между северо-западным и юго-восточным кластерами Панбореальной надобласти в келловее привела к минимальному сходству характеризующих их аммонитовых таксоценозов. Это необходимо учитывать при корреляции аммонитовых шкал соответствующих им регионов, в первую очередь возможность *непрямой корреляции по филогенетическим аналогам*.

4. Инвазионная структура для каждого стратиграфического интервала должна учитываться при разработке схем межрегиональной корреляции и создании Бореального стандарта (см. ниже).

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



## 2.6. Бореальный (Арктический) аммонитовый стандарт и принципы его построения

Идея разработки надрегиональной стандартной стратиграфической шкалы для всей Арктики или Бореальной (Арктической) палеобиогеографической области, на основе которой можно осуществлять корреляцию арктических провинциальных или региональных биостратиграфических шкал, возникла после того, как было раскрыто своеобразие юрской арктической биоты и ее отличие от западно-европейской и тетической. Одновременно родилась идея ярусного и зонального стандарта Западной Европы для глобальной корреляции юрских отложений. С.С.Бакмен одним из первых предложил рассматривать аммонитовую последовательность юры Европы как "most satisfactory standards of comparison" (Buckman, 1925, p. 24). Л.Ф. Спэт, в работе, посвященной аммонитам Восточной Гренландии, отметил, что стандарт должен быть представлен только последовательностью аммонитов юры Британии: "In the summary of the results of my Revision of the Jurassic Cephalopod of Kachh, I have shown that the British Jurassic forms a particularly useful standard for universal correlation." (Spath, 1932, p. 147). По Спэту, аммонитовый стандарт Западной Европы формируется на основе последовательности аммонитов тетического происхождения, а параллельно ему может быть разработана зональная шкала по бореальным аммонитам: "The gradual replacement of species of *Macrocephalites* by the succeeding *Reineckeids*, their overlap with, first, *Peltoceratids* and, then, *Euaspidoceratids* supply a true zonal series throughout the Oxfordian that may well serve as a **standard for universal comparison**. In western Europe these forms are associated with sufficient members of the equally uninterrupted boreal sequence from *Cadoceras* to *Amoeboceras* to supply a **parallel time-scale of the same value**, but the highest Jurassic is less well-known" (Spath, 1933, 885 p.). Несмотря на то, что в дальнейшем Спэт эту идею не развивал, можно констатировать, что она, в общих чертах, соответствует идее Бореального стандарта в современном понимании.

Европейский зональный стандарт концептуально и содержательно был разработан в первые десятилетия после работ Спэта, т.е. значительно раньше бореального (Muller, 1941; Arkell, 1946; 1956). Первая концепция бореального стандарта, вероятно, принадлежит Дж. Калломону, который предложил рассматривать последовательность аммонитов в средней юре Восточной Гренландии как наиболее показательную для всей Арктики. " The Middle Jurassic is the most important part of the Jurassic of East Greenland for it has yielded a succession of ammonite faunas characteristic of the **whole of the Arctic** but in major part quite unknown further south. This succession is the basis for the current scheme of

**standard zones for the whole of the Arctic."** (Callomon, 1972, p. 18). Подобный подход сохранялся Калломоном и в дальнейшем (Callomon, 1979; 2003b), но в отдельных случаях модифицировался для решения особых задач. Такая модифицированная версия Бореального стандарта была разработана Калломоном для корреляции региональных стандартных шкал средней-верхней юры бореальных регионов Америки (Аляска, Арктическая Канада, Скалистые горы) (Callomon, 1984b). В различных местах текста статьи автор называл предложенную шкалу различно (сукцессия, зональная шкала), но с обязательным указанием на статус стандарта: "standard successions in the Arctic" (ibid., p. 143); "standard Boreal - North Pacific succession" (ibid., p. 164); "standard Boreal Middle Jurassic ammonite zonation" (ibid., p. 167); "Standard Boreal zonal scale (ibid., p. 168). В той же работе Калломон использует название "первичный стандарт" для европейской последовательности: "primary world standard of Jurassic zonation" (ibid., p. 145).

	Callomon, 1984b	Callomon, 1984a; 1985; 1993; 1994; 2003b	Захаров и др., 1997	Захаров и др., 2005	Захаров, Рогов, 2008	Репин, 2005; Репин и др., 2006 Репин и др., 2007a,б	Репин и др., 2006; Репин, 2007	Сей и др., 2006	Меледина и др., 2011 Шургина и др., 2011 Никитенко и др., 2013	Zakharov, Rogov, 2014
верхний меловый	Q. lamberti P. athleta + L. keyserlingi	Q. lamberti P. athleta 37	Q. lamberti P. athleta	Q. lamberti L. keyserlingi	Q. lamberti L. keyserlingi P. athleta	Q. adzravomense D. adzvensis L. nikitini	Q. adzravomense D. adzvensis L. nikitini	Q. lamberti L. keyserlingi	E. subordinatum L. keyserlingi	Q. lamberti L. keyserlingi
	E. coronatum St. ? milashevici K. jason	E. coronatum K. jason 36	E. coronatum K. jason	L. stenolobum C. milashevici	L. stenolobum C. milashevici K. jason	R. stenolobum R. milashevici	St. stenoloboides R. milashevici	L. stenolobum R. milashevici	R. (?) stenolobum C. wosnessenski, C. postelatae	L. stenolobum C. milashevici
средний меловый	S. calloviense 35 34 33 32 31	S. calloviense P. koenigi	S. calloviense C. nordenskoeldi	C. tscheffkini C. tolype	C. tscheffkini S. calloviense C. tolype C. nordenskoeldi	Ps. grewingki C. nordenskoeldi	Ps. grewingki C. nordenskoeldi	C. emelianzevi C. anabarensis	C. durum C. sublaeve C. tolype	C. tscheffkini C. tolype
	M. macrocephalus + C. elatmae	C. nordenskoeldi 30 29 28 27 26 25	C. nordenskoeldi C. apertum	C. subpatruus C. nordenskoeldi C. elatmae C. apertum	C. subpatruus C. nordenskoeldi C. elatmae C. apertum	C. nordenskoeldi C. apertum	C. nordenskoeldi C. apertum	C. falsum C. frearsi	C. tschemyschewi C. elatmae C. elatmae	C. subpatruus C. elatmae
	Par. breve + K. keppleri	C. apertum 24	C. apertum	C. calyx C. infirmum C. barnstoni C. variable	C. calyx C. variable	C. calyx C. variable C. barnstoni	C. calyx C. variable C. barnstoni	C. calyx C. variable C. barnstoni	C. calyx C. variable	C. calyx C. variable
	C. calyx + K. vardekioeftensis	C. calyx 23 22 21 20	C. calyx C. variable	C. calyx C. variable	C. calyx C. variable	C. calyx C. variable C. barnstoni	C. calyx C. variable C. barnstoni	C. calyx C. variable C. barnstoni	C. calyx C. variable	C. calyx C. variable
нижний меловый	A. cranocephaloide + K. tychonis, stephanoides	A. cranocephaloide 19 18	A. (?) cranocephaloide	A. (?) cranocephaloide	A. (?) cranocephaloide	A. cranocephaloide A. ishmae	A. cranocephaloide A. ishmae	A. (?) cranocephaloide A. ishmae	A. cranocephaloide A. ishmae	A. cranocephaloide A. ishmae
	A. ishmae	A. ishmae 17 16 15 14	A. ishmae A. harlandi	A. ishmae A. harlandi	A. ishmae A. harlandi	A. ishmae A. harlandi	A. ishmae A. harlandi	A. ishmae A. harlandi	A. ishmae A. harlandi	A. ishmae A. harlandi
	Ar. greenlandicus	Ar. greenlandicus 13 12 11	Ar. framii Ar. amundseni	Ar. framii Ar. amundseni	Ar. arcticus	Ar. greenlandicus	Ar. framii Ar. amundseni	Ar. aff. greenlandicus	Ar. aff. greenlandicus	Ar. greenlandicus
Ar. arcticus	Ar. arcticus 10 9	Ar. porcupinensis Ar. spathi	Ar. porcupinensis Ar. spathi	Ar. arcticus	Ar. arcticus	Ar. porcupinensis Ar. spathi	Ar. arcticus	Ar. arcticus	Ar. arcticus	

**Рис. 2.6.1.** Версии аммонитового бореального стандарта бата и келловея и схема их корреляции. Названия даны только для зон, цифрами обозначены инфразональные подразделения. Ярусные границы обозначены черной жирной линией, подъярусные границы - линией красного (нижний-средний подъярус) и желтого (средний-верхний подъярус) цветов. Цветной заливкой разного цвета обозначены зоны и биогоризонты, выделенные в различных регионах: светло-желтой - Англии; зеленой - Восточной Гренландии; голубой - Северной Сибири; сиреневой - Арктической Канаде, включая Юкон; фиолетовой - в других регионах; оранжевой - Европейской России. Смешанной заливкой обозначены зоны, выделенные независимо в различных регионах под разными названиями (зона Ishmae) или синтетические зоны (M. macrocephalus + C. elatmae, P. athleta + L. keyserlingi) или не вполне эквивалентные первоначально выделенным в другом регионе (зоны Harlandi и Barnstoni в С.Сибири).

В бореальном зональном стандарте байоса и бата Калломон (ibid., fig. 3) выделяет 9 зон, которые перешли с небольшими изменениями из гренландской шкалы (рис. 2.6.1). Для келловея бореальная стандартная шкала разработана на основе последовательности аммонитов Западной Европы, преимущественно, Британии и включает 8 зон (ibid., fig. 4).

Характерная особенность бореальной шкалы Калломона - наличие зон с двойными названиями, т.е. маркировка зон видами-индексами различного происхождения. При этом среди индексов доминируют виды семейства кардиоцератид, таксона сугубо бореального происхождения. Вероятно, такая необычная конструкция бореальной шкалы призвана облегчить ее корреляционные возможности. Другая ее особенность - синтетичность, обусловленная сочетанием зон из стандартных шкал различных регионов, например Англии и Европейской России (зона *Macrocephalites macrocephalus* + *Cadoceras elatmae*) и другие зоны келловея.

В других работах Калломон развивает концепцию соподчиненного разнообразия зональных стандартов и впервые дает определение первичного и вторичного стандарта (Callomon, 1984a; 2003a,b). **Первичный стандарт** юрской системы - это конвенциональная последовательность аммонитовых зон и подзон Западной Европы, относительно которой осуществляется глобальная корреляция любых других - "второсортных" ('second-best') аммонитовых стандартных шкал. Необходимость разработки вторичных стандартов, по Калломону, обусловлена, в первую очередь, биопровинциализмом руководящих фоссилий, а также фациальной изменчивостью отложений и спецификой сбора фоссилий (Callomon, 1984a, p. 620). Под **вторичным стандартом** Калломон понимает любую альтернативную биостратиграфическую шкалу, принятую кем-либо в качестве стандарта. Это означает, что вторичные стандарты могут географически соотноситься друг с другом и с первичным стандартом как угодно. Географически совпадающие вторичные стандарты - это стандартные шкалы, разработанные по разным группам фоссилий для одной и той же географической единицы (параллельные шкалы в понимании российских специалистов). В качестве аналогии Калломон приводит температурные шкалы, из которых шкала Кельвина является первичной, а Цельсия и Фаренгейта вторичной. К этой категории стандарта близка концепция вторичного стандарта Дж. Копа (Cope, 1996), которую корректнее было бы называть вспомогательным или альтернативным стандартом.

Географически не совпадающие вторичные стандарты - это региональные или надрегиональные стандартные шкалы по любым группам фоссилий. Их Калломон только один раз называет (Callomon, 2003a, p. 267) **географическими вторичными стандартами**. В качестве примера такого стандарта он приводит аммонитовый

зональный стандарт Чили и Аргентины. К этой же категории вторичного стандарта, видимо, относится аммонитовая зональная шкала (bioprovincial standard zonations) Бореальной/Суббореальной провинции (Британии и Гренландии) (Callomon, 1984a, p. 621), которая в другой работе уже называется как "**Бореальный зональный стандарт**" (Boreal standard zonation) (Callomon, 1985, p. 53). Характерно, что эта шкала перекрывается географически с территорией первичного стандарта. Этот бореальный стандарт, видимо, следует рассматривать, как одну из версий вторичного географического стандарта Бореальной области.

В другой статье (Callomon, 2003b, p. 68) Калломон возвращается к первоначальному (по Callomon, 1979; 1984b) пониманию этого стандарта: отдельно от первичного стандарта Северо-Западной Европы (Суббореальной провинции) он выделяет вторичный стандарт Бореальной провинции, который включает исключительно восточно-гренландские зоны байоса, бата и нижнего келловея (только) и биогоризонты байоса-келловея, выделенные до этого (Callomon, 1993). В той же работе он приводит вторичный географический стандарт Субсредиземноморской провинции, который также включает зональные и инфразональные подразделения.

Таким образом, Бореальный стандарт по Калломону - это географический вторичный стандарт Бореальной провинции или области. Первая его версия для байоса-келловея (Callomon, 1984b) была основана на зонах аммонитовых региональных шкал Гренландии, Англии и Европейской России, т.е. является *синтетической шкалой*, состоящей из зон географически различных шкал, выделенных по нескольким семействам аммонитов. Последняя же версия целиком основана на восточно-гренландской аммонитовой последовательности только одного семейства - кардиоцератид, при этом а) для большей части келловея зоны не указаны и б) в стандарт впервые введена инфразональная шкала. Отсутствие зон в среднем и верхнем келловее объясняется тем, что в восточно-гренландских разрезах аммониты этого возраста очень редки, поэтому для выделения стабильных зон не годятся. По этой же причине Калломон отказался вводить в бореальный стандарт зоны других регионов Арктики и, в частности, Северной Сибири, поскольку в среднем и верхнем келловее этого региона "ammonite biostratigraphy is so fragmentary that they have not been included here" (Callomon, 2003b, p. 71). Однако, в дальнейшем стандартные зоны в этом интервале могут быть выделены по зональной шкале любого бореального региона при условии их качественного обоснования и стабильности.

Итак, согласно контексту содержания обсуждаемых работ Калломона, бореальный стандарт большей части средней юры может характеризоваться следующими особенностями:

- 1) синтетичностью, что дает возможность дополнять стандартную последовательность биостратонов подразделениями различных региональных стандартов;
- 2) содержать не только зональную, но и инфразональную шкалу;
- 3) байос-бат должен быть представлен целиком или преимущественно восточно-гренландской последовательностью аммонитов;
- 4) зоны и инфразональные подразделения предпочтительно должны быть выделены по доминирующей группе аммонитов в Бореальной провинции - семейству *Cardioceratidae*.

Зональный бореальный стандарт, основанный на гренландской региональной шкале, кроме Калломона впервые применили американские специалисты (с упоминанием принадлежности зон к "Boreal Standard Zone") для описания средней юры различных регионов Северной Америки (Hall, 1984; 1988; Poulton et al., 1993).

В России за последние двадцать лет было разработано несколько версий бореального стандарта юры по аммонитам, каждый из которых создавался как инструмент прямой панбореальной корреляции (Захаров и др., 1997; 2005; Захаров, Рогов, 2008; Репин, 2005; Репин и др., 2006; Репин и др., 2007а,б; Сей и др., 2006; Меледина и др., 2011; Шурыгин и др., 2011; Никитенко и др., 2013; Zakharov, Rogov, 2014). Необходимость создания качественного бореального стандарта для России очевидна, поскольку территория страны почти целиком находится в пределах Панбореальной надобласти, а ее значительная часть прилегает или находится в Арктике. Сравнение различных моделей бореального стандарта для бата и келловея позволяет сделать заключения о принципах их создания, внутренних особенностях и структурных отличиях. Все предложенные аммонитовые стандартные шкалы характеризуются следующими особенностями:

1. Все варианты стандартных шкал представлены последовательностью зон, инфразональные подразделения отсутствуют.

2. Большинство зон различных стандартов выделены по видам одного семейства - *Cardioceratidae*. Ранние версии (Захаров и др., 1997; Захаров, Рогов, 2008) еще содержат зоны европейского стандарта, выделенные по аммонитам других семейств (космоцератиды, пахицератиды, аспидоцератиды), но последние версии уже целиком основаны на последовательности кардиоцератид.

3. Все разработанные шкалы являются синтетическими (или композитными), поскольку образованы из фрагментов нескольких региональных шкал - гренландской, северо-сибирской, Арктической Канады, Южной Аляски, Северо-Западной Европы и Европейской России. Из них половина имеет более простую структуру и составлена из зон трех региональных шкал (Захаров и др., 1997; Захаров, Рогов, 2008; Меледина и др., 2011; Шурыгин и др., 2011; Никитенко и др., 2013; Zakharov, Rogov, 2014), а остальные - из четырех (Захаров и др., 2005; Репин и др., 2006; Репин и др., 2007а,б; Сей и др., 2006) (рис. 2.6.1). Бореальный бат либо целиком составлен из зон гренландской шкалы, либо включает зоны шкал Северной Сибири и Арктической Канады. В келловее большую долю могут занимать зоны, выделенные в Европейской России или Западной Европе. Это отличает российские варианты бореального стандарта от версий Калломона, обладающих более простой структурой.

4. Неустойчивость структуры, зональных, подъярусных и ярусных границ, наблюдающаяся как при сравнении вариантов, созданных различными авторами, так и при сравнении нескольких версий бореального стандарта одного и того же автора. Неустойчивость выражается также в различной детальности шкалы (от 14 до 19 зон), сложностью структуры (см. выше) и наличием/отсутствием в бореальном стандарте параллельной линейки зон (присутствует в [Захаров и др., 2005; Захаров, Рогов, 2008]). Характерно, что существенные изменения в структуре зональной шкалы могут возникнуть в двух различных статьях одного автора или коллектива авторов, вышедших в одном и том же году, а иногда и в одной публикации, где приводятся две различные версии бореального стандарта (например, работы Ю.С. Репина).

Эта неустойчивость отражает существование многочисленных противоречий при выборе тех или иных зон, требующих неоднозначных компромиссных решений, например, в пользу детальности или корреляционного потенциала зоны. Также, разнообразие зональных конструкций зависит от изначальной презумпции, на которую опирается автор при разработке стандартной шкалы. Можно выделить два подхода к выбору стандартных зон: корреляционный и географический. В первом случае из двух зон в качестве стандартной выбирается зона с большим корреляционным потенциалом в пределах Панбореальной надобласти, независимо от того, в какой региональной шкале она была выделена изначально (Захаров и др., 2005). При географическом подходе первенство отдается зонам, выделенным в "регионе с типично бореальной (арктической, а не смешанной) фауной" (Меледина и др., 2011; Шурыгин и др., 2011; Никитенко и др., 2013). Оба подхода альтернативны, но обладают несомненной практической пользой, поэтому специалисты в полной мере не отдают предпочтение ни тому, ни другому. В

результате, каждый вариант бореального стандарта - это результат компромисса на основе двух подходов, независимо от того, как декларирует свою позицию тот или иной автор.

### **Принципы создания бореального стандарта**

При имеющемся значительном разнообразии вариантов бореального стандарта (рис. 2.6.1) возникает вопрос: насколько лучше и удобнее та или иная версия, и являются ли последние из них более качественными, чем ранее опубликованные? Чтобы ответить на эти вопросы, необходима концепция, с помощью которой можно было бы выработать критерии и оценки тех или иных моделей. Ниже изложены концептуальные положения или принципы, на основе которых производится такая оценка и разработана модель аммонитового бореального стандарта, используемая в данной работе (по [Киселев, 2020в]).

**1. Принцип преемственности:** географический вторичный стандарт может состоять только из биостратонов, ранее выделенных или установленных в одной или нескольких стандартных региональных шкалах. Он не содержит виртуальных биостратонов, не присутствующих ни в одной региональной шкале. Соответственно, Бореальный аммонитовый стандарт может состоять только из зон и биогоризонтов региональных шкал любых регионов Панбореальной надобласти.

**2. Палеобиохорологический принцип:** при разработке Бореального стандарта по аммонитам (как и любого географического вторичного стандарта) должна учитываться структура инвазий аммонитов в Панбореальной надобласти для каждого хрона, а также изменение этой структуры во времени, соответствующему тому или иному стратиграфическому интервалу. Инвазионная структура определяется количеством и географическим положением центров происхождения таксонов, соотношением их удельного веса по инвазионному потенциалу. Инвазионный потенциал (мера инвазионной активности, характеризуемая долей автохтонных неэндемиков) напрямую определяет корреляционный потенциал центра происхождения, биохоремы или региона. В этой связи основным правилом, регулирующим выбор той или иной биостратиграфической зоны или совокупности зон региональной стандартной шкалы для включения ее (их) в Бореальный (вторичный) стандарт, должна быть сравнительная оценка инвазионных потенциалов: *в Бореальный стандарт предпочтительнее включать зону или последовательность зон шкалы региона, характеризующегося максимальным в Панбореальной надобласти инвазионным потенциалом на данный хрон.* Это правило снимает противоречия при использовании географического подхода, при котором может быть выбрана зона из шкалы только высокобореального региона (например, Северной Сибири), выделенная по

эндемичной фауне с ограниченными корреляционными возможностями. Например, для разбивки келловей в Бореальном стандарте желательно использовать зоны стандартной шкалы Европейской России (экотонной территории, а не высокобореальной), поскольку в келловее этот регион характеризовался самым высоким инвазионным потенциалом в Панбореальной надобласти, а виды среднерусского происхождения - большими, иногда циркумбореальными, ареалами (**рис. 2.6.4, 2.6.6**). С другой стороны, использование для разбивки нижнего келловей с той же целью шкалы Восточной Гренландии не имеет большого смысла, поскольку в раннем келловее (со второй половины) этот регион практически угас как центр видообразования. Для батского яруса, наоборот, гренландская шкала заслуживает несомненного первенства при разработке Бореального стандарта, поскольку в бате центр видообразования, располагавшийся на территории Восточной Гренландии, отличался максимальной инвазионной активностью.

По тому же принципу для построения стандартной шкалы среднего келловей более приоритетными являются региональные шкалы Европейской России и Северной Сибири, а для верхнего келловей - Европейской России и Северо-Западной Европы.

**3. Таксономический принцип:** приоритет в выборе биостратиграфических подразделений должен соблюдаться для зон и биогоризонтов, выделенных по автохтонным таксонам, развивавшихся в пределах данной биохоремы (*второе правило Аркелла* при выборе вида-индекса зоны [Arkell, 1946, p. 11]). Для бата и келловей Арктической области такой группой аммонитов являются кардиоцератиды, поэтому большинство зональных и инфразональных подразделений Бореального стандарта должно быть выделено по видам этого семейства. Этот же принцип сформулирован В.А. Захаровым как первое положение, на основе которого проводилось построение Бореального стандарта (Захаров и др, 2005).

**4. Принцип синтетичности (композиционности):** Бореальный стандарт при любом уровне детальности, зональном или инфразональном, может (а иногда и должен) представлять комбинацию зон или биогоризонтов из различных региональных шкал. Синтетичность стандарта напрямую следует из палеобиохорологического принципа, при условии постоянного изменения инвазионной структуры Панбореальной надобласти во времени. Поэтому любой вторичный стандарт - это часто синтез нескольких региональных стандартов. Синтетичная шкала вторичного стандарта может быть практична при условии соблюдения принципа таксономического приоритета (см. выше), благодаря чему она будет отражать этапность развития доминирующей группы аммонитов, которая прослеживается в пределах всей палеобиохоремы.



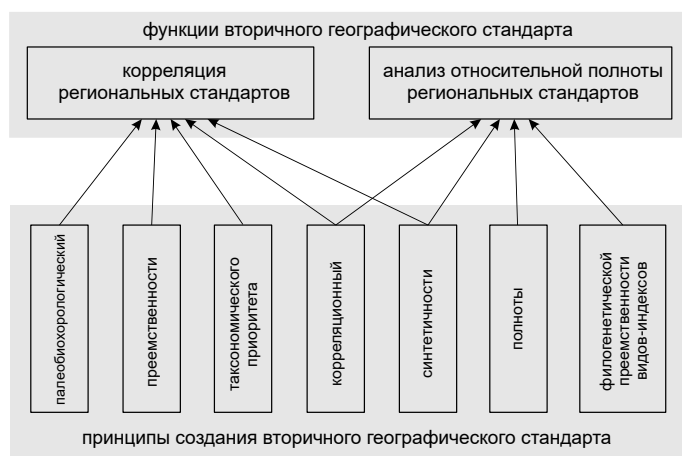
Принцип составности стандартных шкал был впервые использован С. Мюллером (Muller, 1941) при разработке европейского стандарта. Этот подход вызвал категорическое возражение У. Аркелла (Arkell, 1946): "Если мы смешаем зональные таблицы, построенные в разных провинциях, мы тем самым отойдем от фактической основы науки и получим вводящий в заблуждение синтетический результат" (Arkell, 1946, p. 10). Возражение Аркелла справедливо в отношении создания первичного стандарта, поскольку комбинация разнородных шкал, построенных на последовательностях аллохтонных семейств аммонитов различного происхождения (бореального, суббореального и тетического), действительно представляют "стратиграфическую химеру", не отражающую фактическую смену аммонитовых фаун и не практичную для глобальной корреляции. Синтетическая шкала вторичного стандарта может быть практична при условии соблюдения принципа таксономического приоритета (см. выше), благодаря чему она будет отражать этапность развития доминирующей группы аммонитов, которая прослеживается в пределах всей биохоремы.

**5. Принцип полноты:** бореальный стандарт должен иметь наиболее полную последовательность подразделений, по сравнению с региональными стандартами любых регионов Арктики. Потенциально аммонитовая шкала географического вторичного стандарта не должна содержать пропусков (применительно к существующему уровню знаний), вследствие чего она способна выполнять роль измерителя стратиграфического объема и пропусков в региональных шкалах. Для бата и келловя ни одна из региональных шкал Панбореальной надобласти, построенных по кардиоцератидам, не обладает максимальной полнотой, поэтому только бореальный стандарт, в основе которого лежит синтетическая шкала, может выполнять такую функцию. С учетом тенденций развития современной биостратиграфии, такую полноту может обеспечить инфразональная шкала, поэтому бореальный стандарт *должен включать не только зоны, но и инфразональные подразделения* (биогоризонты).

**6. Корреляционный принцип:** для построения бореального стандарта приоритетными являются биостратоны с более высоким корреляционным потенциалом. Такие биостратоны должны прослеживаться на возможно большей части Панбореальной надобласти любым способом - прямо (по виду-индексу или другим изохронным видам аммонитового комплекса) или косвенно (по викарирующим таксонам). Этот принцип неприменим в том случае, когда выбор между биостратонами с различным корреляционным потенциалом отсутствует. В такой ситуации следует использовать принципа полноты в ущерб корреляционному принципу. В частности, если для какого-либо стратиграфического интервала существует только один региональный вариант

зональной или инфразональной последовательности, то выбирается только этот вариант, даже если он построен по эндемичным видам-индексам. Например, зоне Subpatruus нижнего келловея Европейской России до сих пор не найдено достоверных аналогов в Арктике, поэтому, несмотря на то, что она и составляющие ее биогоризонты выделены по эндемичным среднерусским видам кадоцератин, ее следует включить в бореальный стандарт и оставить до того момента, когда в другом регионе будут выделены эквивалентные биостратоны с более высоким корреляционным потенциалом.

**7. Принцип филогенетической преемственности.** Для соблюдения принципа полноты при создании стандартной шкалы желательно использовать последовательность биогоризонтов, выделенных по видам-индексам одной филогенетической линии. Если удастся доказать, что данная филолиния реконструирована полностью до вида или подвида, и не содержит пропусков, значит шкала биогоризонтов, разработанная по этим таксонам, является максимально полной и не потребует дальнейшей детализации. Поэтому, приоритетными для разработки стандарта следует считать биостратоны, основанные по видам филолиний, иногда в ущерб корреляционному потенциалу биостратона. Иными словами, *из двух альтернативных биостратонов, независимо от его корреляционного потенциала, выбирается выделенный по виду-индексу той же филолинии, что и виды-индексы соседних (выше и ниже расположенных) биостратонов.* Например, в соответствии с данным принципом, из двух биогоризонтов - *C. infitum* и *C. calyx involutum* для проектируемой стандартной шкалы предпочтительнее выбрать второй, поскольку соседние биогоризонты (*C. variable*, *C. calyx calyx*, *C. apertum*) выделены по видам одной филолинии. Включение биогоризонта *C. calyx involutum*. в стандарт в большей степени гарантирует отсутствие пропусков в инфразональной шкале верхнего бата, чем *C. infitum* (несмотря на его более высокий корреляционный потенциал).



**Рис. 2.6.2.** Соотношение функций вторичного географического стандарта и принципов его создания.

Вышеперечисленные принципы позволяют реализовать два основных назначения бореального стандарта - обеспечение панбореальной корреляции региональных

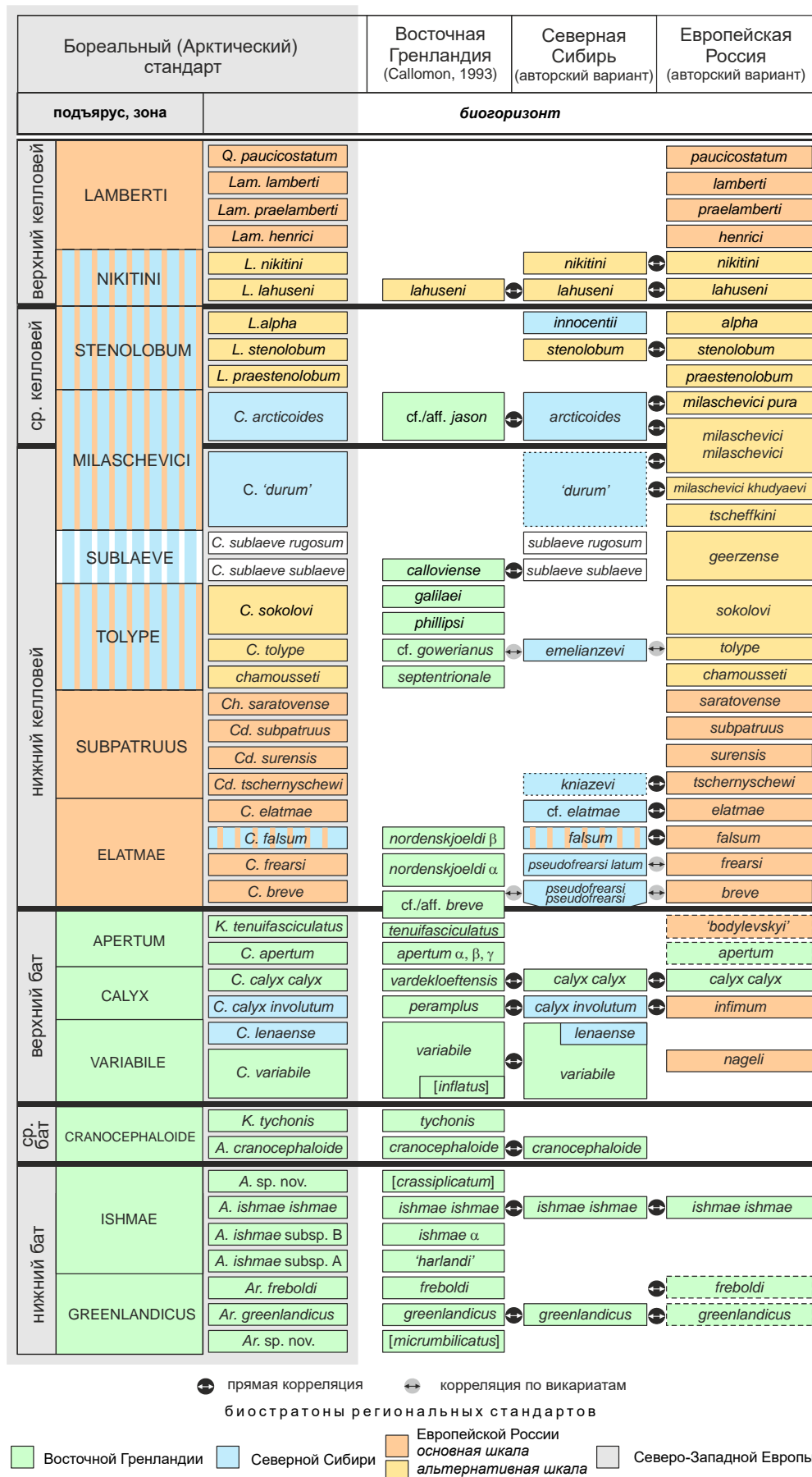
стандартных шкал и оценку их полноты и завершенности (**рис. 2.6.2**). Несмотря на то, что любая стандартная шкала теоретически не должна содержать пропусков, это требование не выполняется при переходе на новый уровень детальности расчленения. Поэтому географический вторичный стандарт должен быть заведомо детальнее, чем региональные стандарты, что даст возможность оценить степень их непрерывности.

### **Новая версия бореального стандарта бата и келловея**

Вариант бореального стандарта бата и келловея, обсуждаемый здесь (по [Киселев, 2020в]), разработан на основе вышеперечисленных принципов, поэтому имеет составную (синтетическую) структуру, включает зональную и инфразональную шкалу и состоит из биостратонов, видами-индексами которых являются, в основном, кардиоцератиды. Его образуют 14 зон и 38 биогоризонтов (**рис. 2.6.3**), входящих в состав региональных стандартных шкал Восточной Гренландии, Северной Сибири и Европейской России. Зональная шкала батского яруса целиком (на 100%) составлена из восточно-гренландских зон, а инфразональная - на 87% (13 из 15) из восточно-гренландских (остальные - из северо-сибирских). В келловее происхождение зон полностью меняется: 3 из 8 (37%) происходят из регионального стандарта Европейской России, а 5 зон - из принятой здесь зональной шкалы Северной Сибири и, одновременно, альтернативной зональной шкалы келловея Европейской России. Инфразональная шкала келловея на 83% (19 из 23) состоит из биогоризонтов основной и альтернативной шкалы Европейской России, а в остальном - биогоризонтов шкал Северной Сибири (2) и Восточной Гренландии (1).

В данном варианте бореального стандарта на инфразональном уровне установлено 19 реперных межрегионально коррелируемых уровней для трех регионов Панбореальной надобласти (**рис. 2.6.3**), которые составляют 50% от всех биогоризонтов. Если рассматривать все регионы Арктической области, то число реперных уровней достигнет 27 (71%) (**рис. 2.6.4**). Эти уровни образуют корреляционный каркас, определяющий корреляционные возможности стандарта, т.е. его качество (поскольку в этом заключается основное назначение бореального стандарта).

Корреляция и прослеживание биогоризонтов бореального стандарта в регионах Арктической области осуществляется по трем руководящим маркерам: 1) напрямую по виду-индексу; 2) напрямую по всем таксонам, образующим комплекс биогоризонта в разных регионах; 3) не напрямую по викарирующим аналогам вида-индекса. Сочетание руководящих маркеров обеспечивает географически более широкое прослеживание биостратонов, что определяет их корреляционный потенциал.

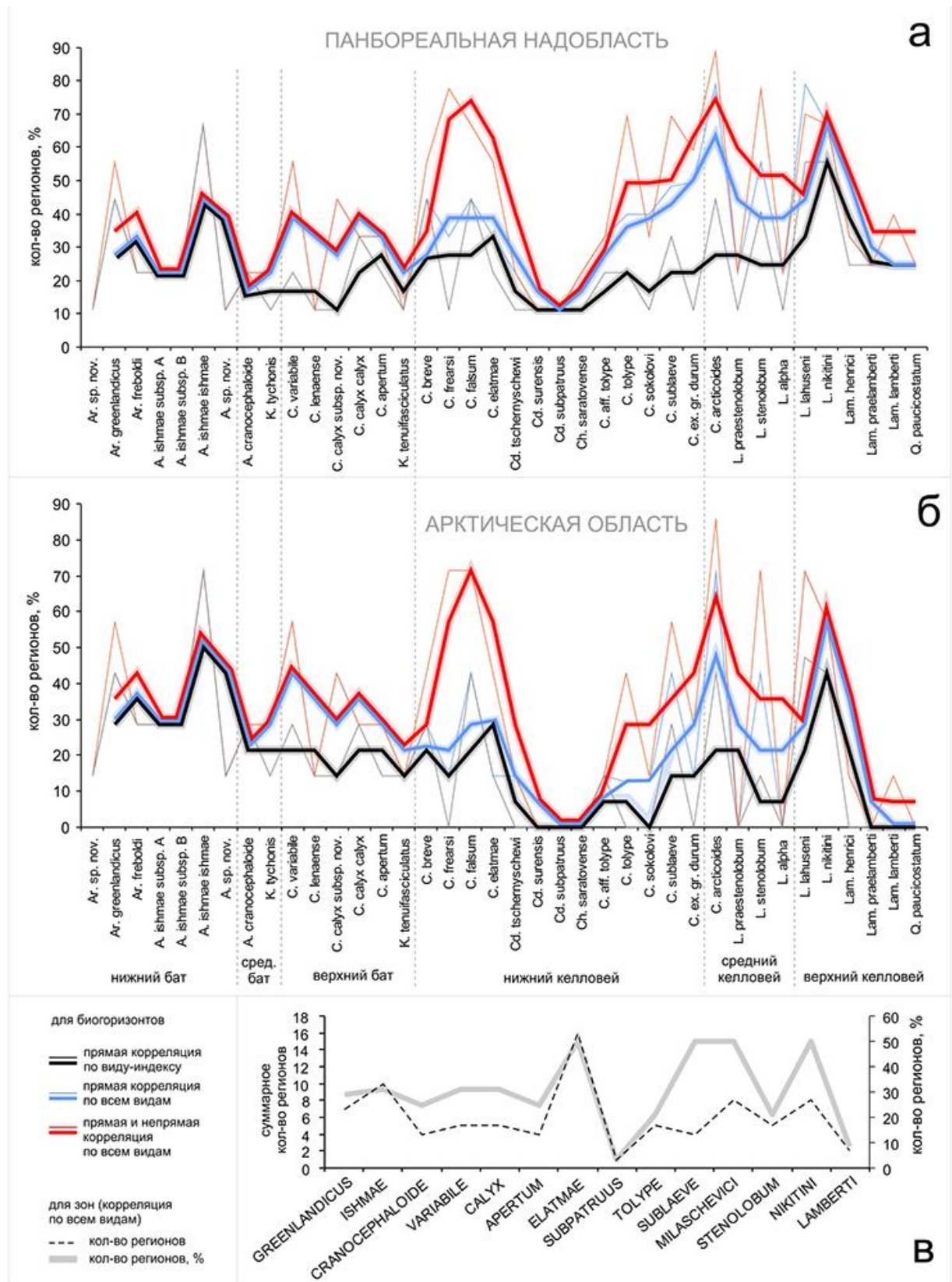


**Рис. 2.6.3.** Предлагаемый Бореальный (Арктический) аммонитовый стандарт бата и келловей и его корреляция с инфразональными стандартными региональными шкалами Восточной Гренландии, Северной Сибири и Европейской России. Цветной заливкой обозначены подразделения (зоны и биогоризонты), изначально разработанные в различных регионах: зеленой - в Восточной Гренландии; синей - Северной Сибири; оранжевой (основная последовательность) и желтой (альтернативная последовательность) - Европейской России; белой - Англии.

Бореальный (Арктический) стандарт			реперные уровни для Арктической области	Арктическая область							Б.- А. обл.		Перигетис (Крым, С. Кавказ, Мангышлак)
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>	●	●	●	●	○	○	●	●	●	○	○
	SUBLAEEVE	<i>C. 'durum'</i>	○		○		○				●	●	○
		<i>C. sublaeve rugosum</i>	●		●						○	●	○
	TOLYPE	<i>C. sublaeve sublaeve</i>	○	●	●	○	○				○	●	○
		<i>C. sokolovi</i>	○	○							●	○	●
		<i>C. tolype</i>	○	●	○		○		○		●	●	○
	SUBPATRUUS	<i>C. aff. tolype</i>	●	●							○	●	○
		<i>Ch. saratovense</i>	○								●	○	
		<i>Cd. subpatruus</i>	○								●	○	
		<i>Cd. surensis</i>	○								●	○	
ELATMAE	<i>Cd. tschernyschewi</i>	○		○						●	○	●	
	<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>	○	●		●							
	GREENLANDICUS	<i>Ar. freboldi</i>	○	●		●							
		<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. 2.6.4.** 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.



**Рис. 2.6.5.** Изменение корреляционного потенциала (КП) биогоризонтов (а, б) и зон (в) бореального аммонитового стандарта бата и келловей. Значения КП биогоризонтов показаны отдельно для Панбореальной надобласти (а, сверху) и Арктической области (б, внизу). КП биогоризонтов выражается как количество регионов, номинальное и относительное (в %), в которых может быть проведена прямая корреляция по виду-индексу, по всем видам комплекса аммонитов, или по викарирующим видам (непрямая корреляция). КП зон вычисляется как сумма регионов всех биогоризонтов, составляющих объем зоны.

Корреляционный потенциал (КП) можно выразить в различных единицах, и в наиболее простом виде как количество регионов, в которых биостратон прослежен с помощью тех или иных руководящих маркеров. Он принимает различное значение, если оценивать отдельно или в сочетании корреляцию по разным руководящим маркерам и в зависимости от размера палеобиохоремы (для Панбореальной надобласти и Арктической области КП будет разным). Для биогоризонтов максимальное значение КП не превышает 86% а среднее - 38% (табл. 2.6.1).

Табл. 2.6.1. Значения корреляционного потенциала (число прослеживаемых регионов, в %) биогоризонтов в Панбореальной надобласти в целом и Арктической области.

	корреляция					
	прямая				различная	
	по видам-индексам		по всем видам		по всем видам	
	макс.	среднее	макс.	среднее	макс.	среднее
для Арктической области	71,4	17	71,4	23	85,7	31
для Панбореальной надобласти	66,7	24	66,7	32	85,7	38

КП биогоризонтов предлагаемого Бореального стандарта сильно изменчив (рис. 2.6.5а,б), поскольку только некоторые биогоризонты пригодны в качестве реперов межрегиональной корреляции (РМК). Ведущие РМК, составляющие корреляционный каркас бореального стандарта, характеризуются наибольшим КП. К ним относится 11 биогоризонтов *Ar. greenlandicus*, *A. ishmae ishmae*, *C. variabile*, *C. calyx involutum* / *C. infimum*, *C. falsum*, *C. tolype*, *C. sublaeve*, *C. arcticoides*, *L. stenolobum*, *L. lahuseni*, *L. nikitini*. Они наиболее широко прослеживаются с помощью прямой корреляцией как по виду-индексу, так и по другим видам, а в отдельных случаях и по викарирующим видам. остальные РМК прослежены на ограниченной территории (2-3 региона) прямо или с преобладанием корреляции по викариатам.

Новая версия бореального аммонитового стандарта неоднорода по КП разных биогоризонтов, но представляется, что такая картина не может быть существенно изменена в будущем. Динамика изменения КП, в целом, совпадает с циклами эвстатических изменений в юрских морях (по Наг, 2017), причем, большинство основных РМК (8 из 11) по положению совпадает с максимумами эвстатической кривой бата и келловей: *greenlandicus*, *ishmae ishmae*, *variabile*, *C. falsum*, *C. tolype*, *C. arcticoides*, *L. lahuseni*, *L. nikitini*. По этой причине поиск более качественных для корреляции биостратонов в интервалах с низким КП (биогоризонты *A. ishmae subsp. A.*, *A. ishmae subsp. B.*, *A. cranocephaloide*, *K. tychonis*, *Cd. surensis*, *Cd. subpatruus*, *Ch. saratovense*, *C. sokolovi*, *L. praestenolobum*, *L. alpha*, *Lam. lamberti*, *Lam. praelamberti*, *Q. paucicostatum*), соответствующих моментам эвстатического минимума, вряд ли будет более успешным.

Для таких интервалов характерно развитие неэндемичной фауны, снижение числа транзитных видов и общего разнообразия в большинстве регионов в условиях относительной изоляции бассейнов. Соответственно, такие фауны будут обладать низким инвазионным потенциалом, а биостратоны, выделенные по эндемикам - слабыми корреляционными возможностями. Корреляция таких биостратонов может иногда осуществляться только по викариатам.

Корреляционный потенциал зон бореального стандарта оценивается как сумма КП биогоризонтов в относительных единицах. Он, в среднем, составляет около 30%. Максимальное значение (около 50%) характерно для зон Elatmae, Sublaeve, Milaschevici и Nikitini, минимальное - для зон Subpatruus и Lamberti. Низкий КП последних (3,1 и 8,3%) дает основания для их замены в будущем на зоны с большим КП, однако в настоящее время такие зоны отсутствуют.

Предлагаемая версия Бореального стандарта позволяет оценить стратиграфическую полноту региональных стандартов Арктической области, а также Европейской России. В первую очередь это относится к региональным стандартам, содержащим инфразональную шкалу. Полнота стандартной шкалы бата и келлова Восточной Гренландии составляет 68% (25 из 38 биогоризонтов), Северной Сибири - 53% (20 из 38) и Европейской России - 76% (29 из 38).

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.

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



## 2.7. Описание стратиграфических подразделений

Ниже 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, а келловея и нижнего оксфорда - суббореальной Европы (в первую очередь Англии и Северо-Западной Франции). На уровне зон и подзон сходство является значительным или даже полным. Так, из 6 зон батской шкалы Восточной Гренландии в зональной шкале Европейской России установлено 3 зоны. В келловее 6 из 8 зон (75%) являются общими с зонами келловея суббореальной Европы (рис. 2.7.2, 2.7.3), а на уровне подзон это сходство является полным (за исключением подзон зоны *Herveyi*). Наоборот, инфразональная шкала келловея заметно отличается от зональной: из 30 биогоризонтов шкалы Европейской России являются общими с английской шкалой только 15 (50%) и со шкалой Германии - 10 (33%). Столь разительные отличия отражают не только региональные различия в составе аммонитовых фаун и строении разрезов, но и номенклатурные и технические проблемы выделения и установления биостратонов. Последние связаны с неодинаковым пониманием систематики аммонитов разными специалистами и другими субъективными факторами. Во многом вследствие этих причин наблюдается несовпадение подъярусных и ярусных границ в стратиграфических шкалах этих регионов, в частности границы нижнего-среднего келловея и келловея-оксфорда. В настоящий момент это несовпадение не превышает объем биогоризонта.

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

☉ — прямая корреляция по кардиоцератидам    ☺ — прямая корреляция по космоцератидам

**Рис. 2.7.1.** Схема биостратиграфического расчленения бата и нижнего келловоя Европейской России и его сопоставление с биостратиграфической шкалой Восточной Гренландии (по Callomon, 1993).

Большинство биостратонов стратиграфической шкалы Европейской России являются *установленными*, поскольку они были *выделены* раньше в другом регионе по таксонам, широко распространенным в Бореально-Атлантической области (*Kepplerites*, *Kosmoceras*, *Proplanulites*, *Lamberticeras*, *Quenstedtoceras*). Узкопровинциальные биостратоны основной и альтернативной шкал, характерные преимущественно для келловоя Европейской России, выделяются по видам кадоцератин родов *Cadoceras*, *Cadochamoussetia*, *Funiferites*.

Настоящая шкала разработана, в основном, по разрезам бата, келловоя и нижнего оксфорда Центральной России (Московской, Рязанской, Костромской, Нижегородской и Саратовской областей, респ. Мордовии) и респ. Коми (бассейны р. Печоры и Сысолы).

Бореально-Атлантическая область					Субсредиземноморская провинция					
ЗОНА	Подзона	биогеографический			биогеографический	Подзона	ЗОНА			
		Англия	С-З. Франция	Европейская Россия						
Нижний оксфорд	CORDATUM	Cordatum		o8	cordatum		Cordatum			
		Costicardia		o7	costicardia		Costicardia			
		Bukowskii		o6	baccatum	mazuricus	Claromontanus			
			o5	bukowskii	claromontanus					
	MARIAE	Praecordatum	praecordatum		o4	praecordatum		Praecordatum		
			alphacordatum		o3	alphacordatum				
			praemartini		o2	praemartini				
		Scarburgense	aff. scarburgense		o1	woodhamense		Athletoides		
			scarburgense			scarburgense				
	woodhamense		athletoides							
		redcliffense		thuouensis						
Верхний келловей	LAMBERTI	pauci. γ. Peltomorphites		c35	paucicostatum		Lamberti			
		paucicostatum γ			paucicostatum					
		paucicostatum β			paucicostatum					
		paucicostatum α			paucicostatum					
		Quenstedtoceras sp.1			lamberti			c34	mojarowskii	
		lamberti			lamberti			c33	lamberti	
		praelamberti			praelamberti			c32	praelamberti	
	HENRICI	henrici		c31	henrici		Poculum			
		messiaeni			schroederi					
					subtense					
					nodulosum					
	ATHLETA	Kuklikum (=Spinosum)		(kuklikum)		c30	kuklikum			
		Proniae		proniae		c29	rowlstonense			
		Phaeinum		phaeinum		c28	proniae			
						c27	phaeinum			
					"Pseudopeltoceras"					
					rota / regulare					
Средний келловей	CORONATUM	Grossouvrei		c26	grossouvrei		Leuthardt			
		posterior		c25	posterior					
	OBDUCTUM	obductum		c24	crassum		Baylei			
				c23	obductum					
	JASON	Jason		jason β		c22	jason jason			
				jason α		c21	jason sedgwickii			
		Medea		medea α		c19	medea magna			
				?		c18	medea medea			
					enodatium aeeta					
					enodatium aeeta					
					posterior					
					enodatium enodatium					
Нижний келловей	CALLOVIENSE	Enodatium		c17	enodatium enodatium		Patina			
				c16	enodatium enodatium					
				c15	enodatium crispatum					
				c14	fracidus					
				c13	micans					
	CALLOVIENSE	micans		micans		c12	micans			
		calloviense		calloviense		c11	calloviense			
		galilaei		galilaei		c10	galilaei			
	KOENIGI	Galilaei		galilaei		c12	galilaei			
		Curtilobus		trichophorus		c	trichophorus			
				indigestus β		b	indigestus			
				indigestus α		a	indigestus			
				curtilobus		a	curtilobus			
	GOWERIANUS	Gowerianus		gowerianus		c10	gowerianus			
				metorchus		c9	metorchus			
				c8	saratovens					
HERVEYI	Kamptus	kamptus γ		c8	kamptus		Praequense			
		kamptus β		c7	kamptus					
		kamptus α		c6	kamptus					
	Terebratus	terebtratus β		c5	terebtratus		BULLATUS			
		terebtratus α		c4	terebtratus					
KEPPLERI	Keppleri		verus		c4	elatmae				
			keppleri		c3	falsum				
					c2	frearsi				
				c1	breve					

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

Рис. 2.7.2. 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).

Европейская Россия					Германия							
ЗОНА	Подзона	ИУ	биогоризонт	биогоризонт	Подзона	ЗОНА						
Нижний оксфорд	CORDATUM	Cordatum	o8	<i>cordatum</i>	+	<i>cordatum</i>	Cordatum	CORDATUM	Нижний оксфорд			
		Costicardia	o7	<i>costicardia</i>	+	<i>costicardia</i>	Costicardia					
		Bukowskii	o6	<i>baccatum</i>	+	<i>bukowskii</i>	Bukowskii					
			o5	<i>bukowskii</i>								
		MARIAE	Praecordatum	o4	<i>praecordatum</i>	+	<i>praecordatum</i>			Praecordatum	MARIAE	
	o3			<i>alphacordatum</i>	+	<i>alphacordatum</i>						
	o2			<i>praemartini</i>								
	Scarburgense		o1	<i>scarburgense</i>	+	<i>scarburgense</i>	Scarburgense					
	Верхний келловей	LAMBERTI	Lamberti	c35	<i>paucicostatum</i>	+	<i>paucicostatum</i>	Lamberti		LAMBERTI	Верхний келловей	
c34				<i>mojarowskii</i>		<i>lamberti</i>						
c33				<i>lamberti</i>	+							
c32				<i>praelamberti</i>	+		<i>praelamberti</i> "compressum"					
Henrici			c31	<i>henrici</i>	<i>henrici</i>	+	<i>henrici</i>	Henrici				
							<i>flexispinatum</i>					
							<i>entospina</i>					
ATHLETA		Kuklikum	c30	<i>kuklikum</i>	+	<i>punctulatum</i>	"Spinosum"					
						<i>prorsosinuatatum</i>						
						<i>fraasi</i>						
		Proniae	c29	<i>rowlstonense</i>	<i>rowlstonense</i>	+	<i>quenevexa</i>	Proniae				
							<i>complanatoides</i>					
		Phaeinum	c28	<i>proniae</i>	<i>proniae</i>	+	<i>berckhemeri</i>	Phaeinum				
							<i>aculeatum</i>					
Средний келловей	CORONATUM	Grossouvrei	c26	<i>grossouvrei</i>	+	<i>interpositum / zugium</i>	Grossouvrei	CORONATUM				
					c25	<i>posterior</i>			+	<i>obductum posterior</i>		
		Obductum	c24	<i>crassum</i>	<i>crassum</i>	+	( <i>crassum</i> )		Obductum			
						c23	<i>obductum</i>			+	<i>obductum anterior</i>	
	JASON	Jason	c22	<i>jason jason</i>	<i>jason jason</i>	+	<i>jason</i> β		Jason			
						c21	<i>jason sedgwickii</i>			+	<i>jason</i> α	
		Medea	c20	<i>medea magnum</i>	<i>medea magnum</i>	+	<i>medea</i> β		Medea			
						c19	<i>medea medea</i>			+	<i>medea</i> α	
Нижний келловей	CALLOVIENSE	Enodatum	c18	<i>enodatum aeeta</i>	+	<i>incisum</i>	Enodatum	CALLOVIENSE				
					c17	<i>enodatum enodatum</i>			+	<i>enodatum</i> γ <i>paralleum</i>		
					c16	<i>enodatum crispatum</i>			+	<i>enodatum</i> β		
					c15	<i>fracidus</i>			+	<i>enodatum</i> α		
		Calloviense	c14	<i>micans</i>	<i>micans</i>	+	<i>micans</i>		Calloviense			
						c13	<i>calloviense</i>			+	<i>calloviense</i>	
	KOENIGI	Galilaei	c12	<i>galilaei</i>	+	<i>koperniki</i> [MS]	Galilaei					
						<i>galilaei</i>						
		Curtilobus	c	<i>curtilobus</i>	<i>curtilobus</i>	+	<i>crassiruga</i>		Curtilobus			
							<i>hubblei</i> [MS]					
							<i>densicostatus</i>					
							<i>halleyi</i> [MS]					
	Gowerianus	c11	<i>gowerianus</i>	<i>gowerianus</i>	+	<i>bessei</i> [MS]	Gowerianus					
						<i>aff. gowerianus</i>						
	HERVEYI	Subpatruus	c10	<i>gowerianus</i>	<i>gowerianus</i>	+	<i>toricelli</i>		HERVEYI			
						c9	<i>metorchus</i>			<i>metorchus</i>	+	<i>hildesheimensis</i>
												<i>kamptus</i> α
												<i>herveyi</i>
												<i>cf. terebratus</i>
Elatmae		c8	<i>saratovensis</i>	<i>saratovensis</i>	+	<i>wutachense</i>						
					c7	<i>subpatruus</i>	+	<i>suevicum</i>				
					c6	<i>surensis</i>	+	<i>quenstedtiforme</i>				
					c5	<i>tschernyschewi</i>	+	<i>kepleri</i>				
					c4	<i>elatmae</i>	+					
c3	<i>falsum</i>	<i>falsum</i>	+									
			c2	<i>frearsi</i>	+							
c1	<i>breve</i>	+										

прямая корреляция по бореальным аммонитам     
 корреляция по викариатам  
 прямая корреляция по тетическим аммонитам

**Рис. 2.7.3.** Зональное и инфразональное деление келловей и оксфорда Европейской России и ее корреляция с биостратиграфической шкалой Германии (по Callomon *et al.*, 1987; Dietl, 1993, 2011, 2015; Mönnig, 1993, 1995, 2017; Mönnig, Dietl, 2017; Niederhöfer, Dietl, 2014; Dietl, Mönnig, 2016; Mönnig *et al.*, 2018) (из [Kiselev, Rogov, 2018], частично).

Наиболее полные разрезы, содержащие стратотипы биогоризонтов, рассматриваются как опорные. К ним относятся разрезы у г. Михайлов, характеризующиеся наибольшей полнотой в среднем-верхнем келловее, где выделено 7 стратотипических интервалов; разрез у г. Елатьма, с наиболее полной последовательностью в верхах нижнего келловая и в среднем келловее (3 стратотипических интервалов); разрезы келловая у с. Вотча (3 с.и.), Черменино (3 с.и.), Бурдово (3 с.и.), Знаменка (1 с.и.); разрезы бата и келловая у пос. Просек-Исады (2 с.и.) и Чуркинская Щелья (1 с.и.); верхнего келловая-нижнего оксфорда у пос. Дубки (2 с.и.), Адзъвавом (2 с.и.). Остальные разрезы являются опорными или дополнительными: для нижнего бата - разрезы Ижмы и Дрещанки, Никифорова Щелья; верхнего бата - Большая Пестровка, Репьевка, Лекаревка; нижнего-среднего келловая - Макарьев, Рыбинск, Никитино, Алпатьево, Сухая Песчанка; верхнего келловая - нижнего оксфорда - Пески, Ханская Гора. Непрерывные ярусные и подъярусные границы прослежены нескольких разрезах: Просек (бата-келловая); Елатьма, Алпатьево, Черменино (нижнего-среднего келловая); Михайлов (среднего-верхнего келловая); Михайлов, Пески, Дубки (келловая-оксфорда).

Предполагается, что разработанные шкалы содержат минимальное число пропусков на инфразональном уровне, поэтому они могут быть предложены как зональные и инфразональные стандарты для большей части Европейской России.

Из описанных ниже зон две зоны являются общими для зональных шкал основной последовательности Европейской России и Северной Сибири (Ishmae, Calyx), три - общими для альтернативной последовательности Европейской России и основной последовательности Северной Сибири (Milashevici, Stenolobum, Nikitini) и пять входят в состав только основной шкалы Северной Сибири. Инфразональная шкала бата и келловая Северной Сибири включает 20 биогоризонтов, из которых 3 относятся к основной и 4 к альтернативной инфразональной шкале Европейской России. Остальные (65%) характерны только для Северной Сибири и соседних регионов Арктики.

Поскольку большинство биостратонов, выделенных по кардиоцератидам, являются общими для разных стандартных шкал, то для них дается единое описание в одном разделе. Это позволит избежать множества ненужных повторов. Тем не менее, такой сводный обзор географически и типологически разнокачественных биостратонов является громоздким. Для того, чтобы избежать путаницы, в описание каждого биостратона введен специальный раздел "категория", где дается указание на его принадлежность к различному региональному стандарту или типу шкалы (основной или альтернативной).

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

## НИЖНИЙ БАТ

### Зона *ISHMAE* Zonov, 1937

= *Arcticoceras ishmae* (зона, Zone): Зонов, 1937; 1938; Бодылевский и др., 1949; 1960; Сазонов, 1953; 1957; Frebald, 1961; Сакс, 1962; Сакс и др., 1977; Callomon, 1972; 1979; 1993; Poulton, 1987; Меледина, 1991; 1994; Меледина и др., 1991; 1998; Митта, Сельцер, 2002; Митта, 2004; 2009; Митта и др., 2011; Шурыгин и др., 2011; Mitta et al., 2013; 2015; Гуляев, 2019; Киселев, 2020.

= *Arcticoceras kochi* (зона, Zone): Donovan, 1953; 1957; Callomon, 1959; 1961; Frebald, 1964; Меледина, 1973; 1976; 1977; 1987.

= *Arcticoceras harlandi* (зона, Zone): Poulton, 1987; Меледина, 1991; 1994; 2013; Репин, 2005; 2007; Репин и др., 2006; Захаров и др., 1997; 2005; Шурыгин и др., 2011.

= *Arcticoceras sterpankovi* (зона, Zone): Репин, 2005; 2007; Репин и др., 2006.

= *Arcticoceras harlandi* + *A. ishmae* (зона): Меледина, 2014.

**Категория.** Биостратон основной шкалы нижнего бата Европейской России, Восточной Гренландии, Шпицбергена, Земли Франца-Иосифа, Северной и Восточной Сибири, Арктической Канады, Юкона, Северной Аляски и аммонитовой шкалы Бореального (Арктического) стандарта.

**Вид-индекс.** *Arcticoceras ishmae* (Keyserling) (лектотип: Сакс и др., 1976, табл. IX, фиг. 1а,б; Репин и др., 2006, табл. 13, фиг. 1а-г). Среднее течение р. Ижмы, нижний бат, зона *Arcticoceras ishmae*.

**Стратотип** не выделялся. Наиболее полная последовательность хроноподвидов зафиксирована в Восточной Гренландии, Земле Джеймсона, в разрезе Mikael Vjerg 33 (по Callomon, 1993), вследствие чего он может рассматриваться как стратотип.

**Объем.** Три или четыре биогоризонта: *Arcticoceras ishmae* subsp. A, *Arcticoceras ishmae* subsp. B, *Arcticoceras ishmae ishmae* и, возможно, *Arcticoceras* sp. nov. Самая полная последовательность выделяется в Восточной Гренландии (Callomon, 1993) из четырех биогоризонтов - F.14. *A. harlandi*, F.15-16. *A. ishmae* ( $\alpha$  и  $\beta$ ) и F.17. *A. sp. nov. (crassiplicatum)*. Их виды-индексы до сих пор не описаны и не изображены, за исключением *A. ishmae*  $\beta$  (= *Arcticoceras ishmae ishmae* (Keyserling)), что мешает использовать восточно-гренландскую последовательность для межрегиональной корреляции.

На Юконе можно выделить два биогоризонта: *Arcticoceras ishmae* subsp. A (= зона *A. harlandi* по Poulton, 1987) и *Arcticoceras ishmae* subsp. B (= зона *A. ishmae*, ibid.).

В остальных регионах Панбореальной надобласти достоверно устанавливается только один биогоризонт *Arcticoceras ishmae ishmae*.

**Замечания.** Результаты анализа изменчивости *Arcticoceras* позволяют большинство раннебатовских видов свести в синонимику *A. ishmae*. Среди этих видов присутствуют виды-индексы зон, выделенных, помимо зоны *Ishmae*, в нижнем бате различных регионов. В первую это относится к виду *A. harlandi*. В настоящее время зона *Harlandi* входит (или предлагается к установлению) в стратиграфические шкалы Арктической Канады (Poulton, 1987), Северной Сибири (Меледина, 1991; 1994), Земли Франца-Иосифа (Репин, 2005; 2007), бассейна р. Печоры (Репин, 2005; 2006; 2007; Репин и др., 2007), а также в различных вариантах Бореального или Арктического стандарта (Захаров и др., 2005; Репин, 2005; 2007; Репин и др., 2007).

В этой связи представляет несомненный интерес, насколько обосновано выделение или установление зоны *Harlandi* в различных регионах.

*Шпицберген.* На островах Короля Карла (разрез D827 острова *Svenskooya*), откуда происходит типовой материал *A. harlandi*, все находки данного вида (пять экземпляров) приурочены к подошве пачки *Dunerfjellet* (Rawson, 1982). В данной пачке не выявлено какой-либо последовательности арктикоцерасов. Известны и другие разрезы с арктикоцерасами на островах Короля Карла, например на острове Короля Чарльза (*Kongsoya*), в основании пачки *Retziusfjellet* (Smith et al., 1976). Арктикоцерасы в этом разрезе представлены крупными раковинами хорошей сохранности (*ibid.*, table 3), однако они так и не были описаны, а их последовательность также не выявлена. В этой связи выделение зоны *Harlandi* в типовом местонахождении, как минимум, преждевременно. Также этому препятствует морфологическая близость типов Раусона экземплярам вида *A. ishmae* из типовой местности (бассейн р. Печоры). Как было показано выше, типовой материал *A. harlandi* в основном относится к *A. ishmae* morph *ishmae*, что автоматически делает ненужным выделение новой арктикоцерасовой зоны.

К тому же виду и морфе относятся большинство изображенных арктикоцерасов из Западного Шпицбергена (земля Серкапп) (Ершова, Корчинская, 1980, табл. 33, фиг. 1, 3; Ершова, 1983, табл. 1, фиг. 1, 2)

*Бассейн р. Печоры.* В бассейне р. Ижмы, откуда происходит тип *A. ishmae*, наиболее представительные разрезы нижнего бата находятся на р. Дрещанке (правый приток Ижмы). Несмотря на то, что в этих разрезах упоминаются и изображаются находки как *A. ishmae*, так и *A. harlandi* в работах С.В. Мелединой и В.В. Митта, их последовательная смена не доказана ни в одном разрезе. Согласно Мелединой (1987, 1994) оба вида встречаются совместно в одних и тех же слоях, что препятствует выделению не только зоны *Harlandi*, но и зоны *Ishmae* в разрезах. Позднее, Митта (Mitta et al., 2015, fig. 3) показал, что некая смена этих видов в пачке III существует. При этом *A.*

*harlandi* отмечается в подошве пачки, а *A. ishmae* – в верхней её части. Тем не менее, автором не приводится ни одного изображения арктикоцерасов, найденного *in situ* в лучшем разрезе (№ 5), где такая последовательность могла бы быть зафиксирована. Все изображения принадлежат экземплярам из разных разрезов (№ 3,5,6,9), либо найденным в осыпи, либо в слое, но без указания положения относительно кровли или подошвы. В той же работе (*ibid.*) отмечается, что в разрезах на самой Ижме (порог Бычье Горло) оба вида встречаются в одном слое и горизонте, что препятствует установлению зоны *Harlandi* или каких либо подразделений внутри зоны *Ishmae*.

В окрестностях Саратова, в первую очередь в Сокурском разрезе, слои с арктикоцерасами располагаются выше или в верхней части зоны *Besnosovi* и представлены толщей глин мощностью около 2 м. В основании этой толщи, ниже «белемнитового уровня» отмечаются находки *A. harlandi*, в средней и верхней части, на «белемнитовом уровне» и выше - *A. ishmae* (Митта, Сельцер, 2002; Митта и др., 2011; Mitta et al., 2014). Эти слои отнесены к зоне *Ishmae*, в которой установлены биогоризонты *harlandi*, *ishmae*  $\alpha$  и *ishmae*  $\beta$ . Большинство изображенных арктикоцерасов, происходящих из Сокурского разреза, определено как *A. harlandi*, при этом показано 7 экземпляров (Митта, Сельцер, 2002, табл. 1, фиг. 1; табл. 3, фиг. 3; табл. 5, фиг. 3; табл. 6, фиг. 1; Митта и др., 2011, табл. 1, фиг. 5; Mitta et al., 2014, fig. 5(6); fig. 6(1)). Из них только 2 экземпляра имеют точную, посантиметровую, привязку к слою. Экземпляры *A. ishmae* изображены два раза (Митта, Сельцер, 2002, табл. 3, фиг. 1; табл. 2, фиг. 1). Сравнение изображений экземпляров обоих видов и анализ измерений показывает следующее:

1) указанные экземпляры *A. harlandi sensu Mitta* и *A. ishmae sensu Mitta* характеризуются настолько мелкими различиями, что практически неотличимы друг от друга. Обе формы располагаются в средней и верхней части морфологического поля изменчивости печорской выборки *A. ishmae* по ведущим морфологическим признакам, т.е. преимущественно в области нормы этого вида.

2) Часть определений *A. harlandi sensu Mitta* больше соответствует общепринятому диагнозу *A. ishmae*, т.е. имеют противоречивый характер (например, Митта и др., 2011, табл. 1, фиг. 5). То же самое относится к определению вида *A. ishmae*, изображенный экземпляр которого больше соответствует устоявшемуся диагнозу *A. harlandi* (Митта, Сельцер, 2002, табл. 3, фиг. 1). Это свидетельствует о том, что данные определения весьма произвольны. Не исключено, что упомянутые экземпляры могли быть определены противоположным образом, если бы были найдены в другом регионе или в слоях с обратным залеганием.



В настоящее время на основании имеющейся выборки арктикоцерасов в Сокурском разрезе крайне затруднительно проводить какое бы то ни было инфразональное деление зоны *Ishmae*. На этом основании любые варианты такого деления, имеющиеся в литературе, следует рассматривать как недостаточно обоснованные.

В *Северной и Восточной Сибири* слои нижнего бата, охарактеризованные арктикоцерасами, развиты в низовьях р. Лены и Оленек, а также в пределах Анабарского и Нордвикского структурно-фациальных районов. Зона *Harlandi* наиболее уверенно устанавливается в низовьях Лены, где она занимает нижнюю часть чекуровской свиты, а в остальных районах она представлено фрагментарно (Меледина и др., 1991; Меледина, 1991, 1994). Выше зоны *Harlandi* в чекуровской свите выделяется зона *Ishmae*. Палеонтологическая характеристика обеих зон представлена арктикоцерасами плохой сохранности, в основном раздавленными ядрами. Анализ признаков изображенных аммонитов позволяет считать, что разделение арктикоцерасов чекуровской свиты на виды весьма проблематично (см. выше, при обсуждении аммонитов чекуровской свиты).

*Восточная Гренландия.* Среднеюрские разрезы этого региона охарактеризованы бореальными аммонитами с наибольшей детальностью по сравнению с другими территориями Арктики. Слои, соответствующие нижнему бату в современном понимании, отнесены Дж. Калломоном (Callomon, 1993) к зоне *Ishmae*. Она включает четыре фаунистических горизонта, выделенных по арктикоцерасам - (14) *A. harlandi*, (15, 16) *A. ishmae* ( $\alpha$  и  $\beta$ ) и (17) *A. sp. nov. (crassiplicatum)*. Таким образом, намечена последовательность, в которой *A. harlandi* занимает базальное положение в арктикоцерасовых слоях. Этот вид, по Калломону, представлен крупными грубо- и редкорребристыми экземплярами. К сожалению, аммониты, к которым относятся индексы этих подразделений, не были изображены или описаны ни в одной работе, поэтому предложенное деление до сих пор является декларативным. Возможно, опубликование материала, собранного Калломоном и хранящегося в геологическом музее университета Копенгагена, поможет подтвердить его стратиграфическую концепцию.

*Арктическая Канада.* Зона *Harlandi* выделена впервые Т.П. Пултоном (Poulton, 1987) в разрезе Salmon Cache Canyon, расположенном в долине р. Поркупайн (территория Юкон). Аммониты этой зоны найдены в слое 53, выше которого располагается зона *Ishmae* (слои 55-60). Таким образом, в разрезе наблюдается последовательность арктикоцерасов, в которой базальное положение занимает *A. harlandi*.

Сравнительно-морфометрическое изучение арктикоцерасов из этих слоев показывает, что с одной стороны, они, в основном, не выходят за границы поля изменчивости *A. ishmae*, а с другой имеют статистические отличия по двум признакам -

относительному диаметру умбилика и частоте ребер. Умбилик у канадских экземпляров, в целом, уже (в среднем, 10,7%), чем у арктикоцерасов из других регионов (13,2% печорской выборки, 13,4% - Шпицбергена, 13,8% - Северной Сибири). Также эти формы отличаются меньшей частотой ребер – в среднем, ППС=12 ребер (у печорской выборки 14, Шпицбергена - 16, Северной Сибири – 14). При этом *A. harlandi* sensu Poulton по частоте ребер принципиально не отличается от *A. ishmae* sensu Poulton относительно совокупной выборки, но отличается существенно от выборки типовой коллекции *A. harlandi*. Иными словами, между канадскими арктикоцерасами из разных слоев и, предположительно, разных видов, различий существенно меньше, чем между популяциями других регионов, которые рассматриваются в объеме одного вида *A. harlandi*.

То же самое относится к экземплярам *A. ishmae* sensu Poulton. Они достаточно сильно отличаются от нормы печорских *A. ishmae* очень узким умбиликом, в то время как *A. harlandi* sensu Poulton по диаметру умбилика вполне сопоставим с *A. ishmae* печорских разрезов.

Все это показывает, что канадские арктикоцерасы статистически действительно отклоняются от нормы раннебатских арктикоцерасов, т. е. имеют, как минимум, провинциальные отличия.

С другой стороны, *Arcticoceras* из слоя 53 разреза Salmon Cache Canyon статистически отличаются от арктикоцерасов слоев 55-60. Разница проявляется только в диаметре умбилика - он существенно больше у базальных арктикоцерасов (12-18,6%, в среднем 14,12%), чем у более молодых форм (6,2-11%, в среднем 8,36%). Последние также характеризуются большим наклоном ребер (26-29°), как у нормы печорских *A. ishmae*. У *A. harlandi* sensu Poulton это значение находится в интервале значений 7-21°. Все это позволяет рассматривать эти формы как реально отличающиеся разновидности, на основе которых могут быть выделены самостоятельные таксоны подвидового ранга.

В целом, юконские популяции имеют некоторые статистические отличия по ряду признаков как от типовых *A. harlandi* (выборка слоя 53), так и от нормы *A. ishmae* (выборка слоев 55-60). Эти отличия весьма отчетливы, хотя и выявлены на небольшом материале - экземплярах, изображенных Пултоном (Poulton, 1987, pl. 19-23). Несомненно, в более солидной выборке показатели изменчивости будут другими, что несколько снизит наблюдающиеся различия. Но, скорее всего, общая их особенность сохранится. Вероятно, эти различия отражают не только провинциальные различия, но и стратиграфические. В слое 53, помимо *A. harlandi* sensu Poulton, отмечаются последние *Arctocephalites* (ibid., p. 12), что указывает на относительную древность комплекса арктикоцерасов этого слоя.

Вероятно, они относятся к базальной последовательности этого рода. Арктикоцерасы из вышерасположенных слоев того же разреза составляют не менее специфический комплекс, вероятно, более древний, чем слои с *A. ishmae* типовой местности. Соответственно, последовательность *Arcticoceras* разреза Salmon Cache Canyon стратиграфически предшествует арктикоцерасовой последовательности в зоне Ishmae бассейна р. Печоры, а также Шпицбергена (островов Короля Карла). Им могут быть более или менее эквивалентны нижние биогоризонты в гренландской шкале.

**Распространение.** Европейская Россия (окрестности Саратова, бассейн р. Печоры - разрезы на р. Ижма, Дрещанка, Адзьва), Новая Земля, Земля Франца-Иосифа, Шпицберген (земля Короля Карла, Западный Шпицберген), Баренцево море (Бассейн Тромсё), Северное море (скважина 211/21-1, по Callomon, 1975), Восточная Гренландия, Анабарский залив, низовья р. Лены (Оленекский залив, р. Лена, Оленекская протока), побережье Охотского моря (р. Вилига), Северная Аляска (разрезы Canning River, по Imlay, 1976), Юкон (разрез Salmon Cache Canyon), Канадский Арктический архипелаг (о. Принца Патрика, по Fiebold, 1961).

#### биогоризонт *ishmae ishmae* Callomon, 1984, 1993

- = *Arcticoceras ishmae* (fauna): Callomon, 1984b.
- = *Arcticoceras* cf. *ishmae* (fauna): Callomon, 1984b.
- = *Arcticoceras ishmae* (фаунистический горизонт): Митта, Сельцер, 2002.
- = *Arcticoceras ishmae* (биогоризонт): Гуляев, 2019.
- = *Arcticoceras ishmae* β (faunal horizon, фаунистический горизонт): Callomon, 1993; Митта, 2009; Mitta et al., 2014.
- = *Arcticoceras ishmae* α (faunal horizon): Mitta et al., 2014.
- = *Arcticoceras harlandi* (faunal horizon, фаунистический горизонт): Митта, Сельцер, 2002; Митта, 2009; Mitta et al., 2014.
- = *Arcticoceras excentricum* (биогоризонт): Гуляев, 2019.
- = *Arcticoceras ishmae ishmae* (биогоризонт): Киселев, 2020.

**Категория.** Как и для зоны.

**Вид-индекс.** Поздний хроноподвид вида-индекса подзоны.

**Стратотип** выделен Дж. Калломоном (Callomon, 1993) для фаунистического горизонта 16 *Arcticoceras ishmae* β в Восточной Гренландии (Земля Джеймсона, разрез Olympen E 60).

**Аммониты:** В Арктике и Печорской плите - вид-индекс, включая четыре морфы (см. описание вида) и *Pseudocadoceras* (*Costacadoceras*) *bluethgeni* (Rawson), в Центральной России к этим видам добавляются *Oraniceras besnosovi* Mitta, Seltzer, *Oraniceras* spp., а в Северной Сибири *Phylloceras* sp.

**Распространение.** Европейская Россия (окрестности Саратова, бассейн р. Печоры - разрезы на р. Ижма, Дрещанка, Адзьва), Новая Земля, Земля Франца-Иосифа, Шпицберген

(земля Короля Карла, Западный Шпицберген), Баренцево море (Бассейн Тромсё), Северное море (скважина 211/21-1, по Callomon, 1975), Восточная Гренландия, Анабарский залив, низовья р. Лены (Оленекский залив, р. Лена, Оленекская протока), побережье Охотского моря (р. Вилига), Северная Аляска (разрезы Canning River), Канадский Арктический архипелаг (о. Принца Патрика).

**Корреляция.** Верхняя часть зоны Zigzag Западной Европы; на Русской плите частично перекрывается с зоной Besnosovi.

## СРЕДНИЙ БАТ

Зона **CRANOCEPHALOIDE** Callomon, 1972 emend. Surlyk et al., 1973

= *Arcticoceras* sp. nov. A (Zone): Callomon, 1972.  
= *Arcticoceras cranocephaloides* (Zone): Surlyk et al., 1973; Callomon, 1979.  
= *Arcticoceras cranocephaloide* (Zone, зона): Callomon, 1985; 1993; Шурыгин и др., 2011.  
= *Arcticoceras* (?) *cranocephaloide* (зона): Меледина и др., 1991; 1998; Меледина, 1991; 1994; 2013; 2014; Захаров и др., 1997; 2005; Князев и др., 2006; 2007; 2009а.

**Категория.** Биостратон основной шкалы среднего бата Восточной Гренландии, шельфа Северного моря, Северной Сибири и аммонитовой шкалы Бореального (Арктического) стандарта.

**Вид-индекс.** *Arcticoceras cranocephaloide* Callomon et Birkelund (голотип: Callomon et Birkelund, 1985, pl. 1, fig. 1). Восточная Гренландия, Земля Джеймсона, разрез Fossilbjerget S 42, слой 2. Средний бат.

**Стратотип** выделен Дж. Калломоном (Callomon, 1993) в Восточной Гренландии, (Земля Джеймсона, разрез Fossilbjerget S 42).

**Аммониты:** В Восточной Гренландии - вид-индекс, *Arcticoceras* aff. *cranocephaloide* Call. et Birk., *Kepplerites tychonis tychonis* Ravn, *Kepplerites tychonis fasciculatus* Spath, в Северной Сибири - только вид-индекс.

**Объем.** В Восточной Гренландии два биогоризонта (Callomon, 1993): F.18. *Arcticoceras cranocephaloide* и F.19. *Kepplerites tychonis*. Северной Сибири - только один *Arcticoceras cranocephaloide*.

**Распространение.** Северное море (скважина 211/21-1, по Callomon, 1975), Восточная Гренландия, Анабарский залив, низовья р. Лены (Оленекский залив, р. Лена).

**Корреляция.** Вероятно, соответствует среднему бату Западной Европы (точное соответствие зонам неизвестно).

## ВЕРХНИЙ БАТ

Зона **VARIABLE** Callomon, 1959, 1972

= *Cadoceras variable* (Zone), pars: Callomon, 1959; 1961; 1963.

= *Cadoceras variable* (Zone, зона): Callomon, 1972; 1975; 1979; 1985; 1993; Surlyk et al., 1973; Захаров и др., 1997; 2005; Князев и др., 2006; 2007; 2009а; Шурыгин и др., 2011; Меледина, 2013; 2014

= *Cadoceras barnstoni* (Zone, зона): Poulton, 1987; Меледина, 1991; 1994; 1999; Репин, 1999; 2005; 2007; Князев и др., 2002; Захаров и др., 2005; Гуляев, 2011; 2013; 2015.

**Категория.** Биостратон основной шкалы верхнего бата Восточной Гренландии, Северной и Восточной Сибири, Земли Франца-Иосифа, Арктической Канады и Юкона и аммонитовой шкалы Бореального (Арктического) стандарта.

**Вид-индекс.** *Cadoceras variable* Spath (голотип: Spath, 1932, pl. 19, fig. 1). Восточная Гренландия, Земля Джеймсона, окрестности мыса Constable Point (высота 460 м). Формация Vardekløft. Верхний бат, зона Variable.

**Стратотип** выделен Дж. Калломоном (Callomon, 1993) в Восточной Гренландии - Земля Джеймсона, разрез Fossilbjerget SW 43 (Surlyk et al., 1973, fig. 23).

**Объем** различается в разных регионах. В Восточной Гренландии Дж. Калломоном (Callomon, 1993) выделено два биогоризонта по роду *Kepplerites*: *Kepplerites "inflatus"* (F.20) и *Kepplerites rosenkrantzi* (F.21). В Арктической Канаде зона включает единственный, выделенный Калломоном (Callomon, 1984b) биогоризонт *Cadoceras barnstoni*. В Северной Сибири кепплеритины отсутствуют, поэтому инфразональное деление проводится по кадоцератинам. Выделяется два биогоризонта: *Cadoceras variable* и *Cadoceras lenaense*. Общий объем включает пять биогоризонтов, в той или иной мере перекрывающихся друг с другом:

ЗОНА	биогоризонты				
	Восточная Гренландия	Европейская Россия	Арктическая Канада	Северная Сибирь	
				Анабарский залив	Низовья р. Лены
VARIABLE				b5. <i>lenaense</i>	
	F. 21. <i>rosenkrantzi</i>	<i>nageli</i> / <i>rosenkrantzi</i>	<i>C. 9. barnstoni</i>	b4. <i>variable</i>	<i>variable</i>
	F. 20. <i>"inflatus"</i>				

Инфразональный объем зоны Variable, по всей видимости, включает три инфразональных уровня, которые в полном виде не встречается ни в одном регионе Арктики.

**Замечания.** При первоначальном выделении Калломоном в 1959 г. зоны Variable ее объем понимался широко и включал в себя вышележащую зону Calyx (выделена в 1972 г.). Зона Variable в современном понимании в Восточной Гренландии включает в себя слои, содержащие из кадоцератин вид-индекс и разнообразные морфы *C. (Cat.) barnstoni* (см. описание вида). Несмотря на совместную встречаемость этих видов неоднократно (см. синонимику) выделялась зона Barnstoni, которая здесь рассматривается как стратиграфически эквивалентная зоне Variable. Факт совместной встречаемости в одной и

тех же слоях видов-индексов обеих зон подтверждается не только данными по Восточной Гренландии (Callomon, 1993), но и Северном Юконе, где была выделена Пултоном зона Barnstoni (Poulton, 1987). В Северной Сибири зона Barnstoni была установлена Мелединой (1991), при этом в зональной шкале она размещалась ниже слоев с *C. variabile*, что отражает диахронное распространение обоих видов. Впоследствии сибирскими специалистами (Князев и др., 2006; 2007; 2009а) выделялся биостратон "слои *C. barnstoni*" в кровле зоны Cranocerphaloide (рис. 2.5.1, 2.5.2), а выше нее устанавливалась зона Variabile. Представление о раздельной встречаемости *C. variabile* и *C. barnstoni* в сибирских разрезах основано на данных о распространении аммонитов в верхнем бате Анабарской губы (восточный берег), где Мелединой (1994) в слое 41 отмечается *C. barnstoni*, а в кровле слоя 42 - *C. variabile*. Впоследствии Князев обнаружил *C. variabile* и в подошве слоя 42 (Князев и др., 2009, табл. 3, фиг. 1-3), но без *C. barnstoni*. При этом в слое 41 им указывается только *Arcticoceras* sp., а также отмечается, что выделение указанных зон в Анабарских разрезах осложняется отсутствием находок видов-индексов (ibid., с. 87). Очевидно, что в настоящее время данный разрез нельзя считать показательным для решения вопроса о соотношении рассматриваемых видов в этой зоне. В низовьях р. Лены оба вида найдены вместе в одном и том же слое (табл. 33, фиг. 1,2), что подтверждает их совместное распространение. В этой связи зону Barnstoni следует рассматривать как младший синоним зоны Variabile. Это решение уже отражено в одной из последних статей Мелединой (2014).

**Распространение.** Зона характерна, в основном, для Арктики: Восточная Гренландия, Северный Юкон, Канадский Арктический Архипелаг, Северная Сибирь (Анабарский залив, Оленекский залив, низовья р. Лены), Новосибирские острова (о. Котельный), Земля Франца-Иосифа. В данной работе она впервые устанавливается в Европейской России (Среднее Поволжье) в первую очередь по присутствию *Kepplerites rosenkrantzi* Spath - вида, характеризующего одноименный биогоризонт в Восточной Гренландии.

**Корреляция.** Соответствует нижней части верхнего бата Западной Европы: вероятно, подзоне Blanasense Франции (Mangold, Rioult, 1997) и нижней части зоны Orbis - кровле зоны Hodsoni Германии (Moennig, Dietl, 2017). В Центральной России зона Variabile представлена биогоризонтом *nageli*.

## биогоризонт *variabile* nov.

**Категория.** Биостратон основной шкалы верхнего бата Восточной Гренландии, Северной Сибири, Земли Франца-Иосифа и аммонитовой шкалы Бореального (Арктического) стандарта..

**Вид-индекс.** Тот же, что и у зоны в целом.

**Стратотип** - восточный берег Анабарского залива, обн. 109, слой 42.

**Аммониты:** В Восточной Гренландии (Callomon, 1993): вид-индекс, *Cadoceras (Catacadoceras) barnstoni* (Meek), *C. aff. calyx* Spath, *Kepplerites inflatus* Callomon [MS], *K. rosenkrantzi* Spath. На Северном Юконе (Poulton, 1987): вид-индекс, *C. (Cat.) barnstoni* (Meek), *Kepplerites* spp, *K. aff. rosenkrantzi* Spath, *Arcticoceras* (?) sp., *Iniskinites* sp. *Loucheuria bartletti* Poulton, *Phylloceras billingsi* (Meek), *Ph. kudernatschi* (Hauer). В Северной Сибири: вид-индекс, *C. (Cat.) barnstoni* (Meek).

**Местонахождения.** В Северной Сибири: Анабарский залив, обн. 109, слой 42; низовья р. Лены (Атыркан, Северная и Южная Чекуровка, мыс Чуча), нижняя или средняя часть точинской свиты (рис. 2.5.3); Оленекский залив, пос. Станнах-Хочо, слой 8, средняя часть (по Каплан и др., 1979).

**Распространение.** Тот же, что и у зоны в целом.

**Корреляция.** Биогоризонт эквивалентен всем биостратонам, в которых встречается вид-индекс. В Восточной Гренландии к ним относятся два биогоризонта - F.20. *Kepplerites "inflatus"* и F.21. *Kepplerites rosenkrantzi*. Несмотря на то, что в нижнем биогоризонте F.20. Калломон определяет вид в открытой номенклатуре как *C. cf/aff. variabile* (Callomon, 1993, p. 102), есть основание считать, что эта форма не существенно или совсем не отличается от типичных *C. variabile* из вышележащего биогоризонта F.21., откуда, по мнению Калломона, происходит типовая коллекция вида. Экземпляр из F.20. (табл. 37, фиг. 6) в одинаковой мере соответствует морфотипу гренландских и северо-сибирских экземпляров *C. variabile* (табл. 33, фиг. 2), во всяком случае, между ними сложно найти принципиальные отличия.

На Северном Юконе средней части биогоризонта *variabile* соответствует биогоризонт *barnstoni*.

## биогоризонт *lenaense* nov.

= слои с *Cadoceras variabile*: Меледина и др., 1987; 1998; Меледина, 1991; 1994.

**Категория.** Биостратон основной шкалы верхнего бата Северной Сибири и аммонитовой шкалы Бореального (Арктического) стандарта.

**Вид-индекс.** *Cadoceras lenaense* Meledina (голотип: Меледина, 1977, табл. 4, фиг. 1, экз № 489-275, ЦСГМ при ИИГиГ СО РАН). Северная Сибирь, р. Лена, обн. 7, сл. 36а у пос. Чекуровка (южный разрез). Верхний бат.

**Стратотип** - восточный берег Анабарского залива, обн. 109, слой 42, верхняя часть.

**Аммониты:** вид-индекс, *Cadoceras* cf. *variabile* Spath.

**Местонахождения.** Выделяется только в Северной Сибири: Анабарский залив, обн. 109, слой 42, верхняя часть; низовья р. Лены, разрез Южная Чекуровка, обн. 7, сл. 36а.

**Замечания.** Биогоризонт занимает терминальное положение в зоне *Variabile* и не соответствует ни одному известному инфразональному подразделению Восточной Гренландии и других регионов (табл. 2.5.13). Вид-индекс принадлежит той же самой кадоцерасовой филолинии, что и *Cadoceras calyx* Spath, поэтому не исключено, что биогоризонт *lenaense* было бы правильнее разместить в подошве вышерасположенной зоны *Calyx*. В типовом местонахождении южного крыла Чекуровской антиклинали (р. Лена) находки вида-индекса, в том числе и голотип, приурочены к подошве зоны *Calyx* (= зона *Falsum* по Меледина и др., 1991; Меледина, 1994), где они отмечены вместе с находками *C. calyx* (= *C. falsum*, *ibid.*). Однако, в разрезе восточного берега Анабарского залива *C. lenaense* найден в том же слое и конкреционном горизонте (в 2 м ниже кровли), что и первая находка *C. variabile* в том же разрезе (Меледина, 1994, табл. 6, фиг. 2). В совокупной выборке кадоцератин из этого горизонта, хранящихся в различных коллекциях (ГМ ИГАБМ СО РАН [Якутск], ЦСГМ ГМ [Новосибирск], ЯрГПУ [Ярославль]), экземпляры *C. lenaense* численно преобладают и составляют не менее 80% выборки. Не исключено, что изображенный Мелединой экземпляр *C. variabile* относится к брадиморфной разновидности *C. lenaense*. Если, в дальнейшем, присутствие *C. variabile* рассматриваемом горизонте не подтвердится, биогоризонт *lenaense* следует переместить в подошву зоны *Calyx*.

### Зона CALYX Callomon, 1972

= *Cadoceras calyx* (Zone, зона): Callomon, 1972; Surlyk et al., 1973; Callomon, 1975; 1979; 1985; 1993; Захаров и др., 1997; 2005; Князев и др., 2006; 2007; 2009а,б,в; 2010; Репин, 2005; 2007; Киселев, Рогов, 2007а,б; Шурыгин и др., 2011; Меледина, 2013; 2014.

= *Cadoceras emelianzevi* (зона) pars: Меледина, 1977.



- = *Cadoceras falsum* (зона) pars: Меледина, 1977; 1991; 1994: Меледина и др., 1991; Князев и др., 2002.
- = *Cadoceras infimum* (зона) pars: Гуляев, Киселев, 1999а,б; Гуляев, 2001.
- = *Paracadoceras infimum* (зона) pars: Гуляев, 2005; 2011; 2013а,б; 2015.
- = *Paracadoceras keurpi* (зона) pars: Mitta, 2005; 2008.

**Категория.** Биостратон основной шкалы верхнего бата Восточной Гренландии, Шпицбергена, Европейской России, Северной Сибири и аммонитовой шкалы Бореального (Арктического) стандарта.

**Вид-индекс:** *Cadoceras calyx* Spath (голотип: Spath, 1932, pl. 20, fig. 1; здесь: **табл. 14, фиг. 1**. Восточная Гренландия, вблизи мыса Констэбл, формация Vardekloft, горизонт *K. tychonis*).

**Стратотип:** Восточная Гренландия, Земля Джемсона, западный берег залива Гарри (Hurry Inlet), гора Zackenbjerg, разрез 12 (по Callomon, 1993).

**Объем:** В Восточной Гренландии два биогоризонта выделены Дж. Калломоном (Callomon 1993): *Keplerites peramplus* (фауна 22); *Keplerites vardekloeftensis* (фауна 23). В Европейской России два биогоризонта - *Cadoceras infimum* и *Cadoceras calyx calyx*. В Северной Сибири выделяется в данной работе два биогоризонта - *Cadoceras calyx involutum* и *Cadoceras calyx calyx* и параллельный им *Cadoceras infimum*. Их соотношение см. ниже:

ЗОНА	биогоризонты			
	Восточная Гренландия	Европейская Россия	Северная Сибирь	
CALYX	F. 23. <i>vardekloeftensis</i>	<i>calyx calyx / vardekloeftensis</i>	b7. <i>calyx calyx</i>	
	F. 22. <i>peramplus</i>	<i>infimum / svalbardensis</i>	b6. <i>infimum</i>	b6. <i>calyx involutum</i>

**Аммониты.** В Восточной Гренландии (по Callomon, 1993, с изменениями): вид-индекс (**табл. 14, фиг. 1,2; табл. 15, фиг. 1-3; табл. 16, фиг. 1-3**); *Cadoceras (Catacadoceras) infimum* Gul. et Kis. (**табл. 37, фиг. 1-5**), *Keplerites peramplus* Spath, *K. svalbardensis* Sok. et Bodyl., *K. vardekloeftensis* Spath.

В Европейской России: вид-индекс, *C.(Cat.) infimum* Gul. et Kis. (**табл. 11, фиг. 1-6; табл. 12, фиг. 1, 3-5**), *K. cf. rosenkrantzi* Spath. *K. svalbardensis* Sok. et Bodyl., *K. vardekloeftensis* Spath.

В Северной Сибири: *Cadoceras calyx calyx* Spath, *Cadoceras calyx involutum* subsp. nov., *C.(Cat.) infimum* Gul. et Kis. (**табл. 13, фиг. 3,4**).

**Корреляция.** В Европейской России зона устанавливается по общим видам из аммонитового комплекса зоны Calyx в Восточной Гренландии, как по роду *Keplerites*, так и по кадоцератинам. В разрезе Просек зона устанавливается в слоях 7 и 8 по кепплеритам

и *C. infimum*, в бассейне р. Алатырь зона может быть установлена в разрезе Большая Пестровка, в слое 1 (Киселев, Рогов, 2007б) по виду-индексу зоны и кепплеритам, где В.В. Митта выделяет фаунистический горизонт *K. aff. peramplus* и устанавливает *K. vardekloeftensis* и (Mitta, 2005). В Северной Сибири зона устанавливается только по кадоцератидам.

В Западной Европе (Германия, Швабский Альб) зона *Calyx* может быть сопоставлена с верхней частью зоны *Orbis*, подзоной *Hannoveranus*, где обнаружены *Keplerites*, близкие к виду-индексу биогоризонта *peramplus* (Dietl, Callomon, 1988; Mönnig, Dietl, 2017).

**Замечания.** 1. В настоящее время в разрезе Просек не могут быть установлены восточно-гренландские биогоризонты *peramplus* и *vardekloeftensis*. Это связано с несколькими причинами.

Во-первых, определение *K. peramplus* и *K. vardekloeftensis* встречает серьезные затруднения. Изображение топотипов *K. peramplus* присутствует в двух работах. Голотип (Spath, 1932, табл. 24, фиг. 1) представляет S-морфотип, поэтому на ядре КЖК полностью отсутствует вторичная скульптура – важнейший диагностический признак. После описания вида Спэтом по единственному экземпляру (голотипу), под тем же названием были изображены два топотипа (Dietl, Callomon, 1988). Они отличаются от голотипа по числу первичных ребер на конечный оборот: 32-33 вместо 45 у голотипа. Напомним, что данный признак принят нами как параметр филогенетического тренда у рода *Keplerites*, поэтому данное отличие является существенным.

При выделении биогоризонта *vardekloeftensis* Дж. Калломоном (Callomon, 1993, с. 102) был выделен лектотип (Spath, 1932, табл. 25, фиг. 2) и паратип *K. vardekloeftensis* (Spath, 1932, табл. 25, фиг. 1). Описание вида в литературе отсутствует, а определение видовых отличительных признаков по образцам Спэта затруднено из-за их плохой сохранности: скульптура эродирована, что не дает возможности подсчитать число ребер на КЖК голотипа.

Во-вторых, в разрезе, совместно с вышеуказанными видами, нами найден *K. rosenkrantzi* Spath – вид-индекс биогоризонта из зоны *Variabile*, которая находится ниже зоны *Calyx*. Возможно, этот вид имеет более широкое стратиграфическое распространение, чем отмечается Калломоном. Образцы вида, определяемые нами как *K. rosenkrantzi*, характеризуются грубыми ребрами с ярко выраженным шиповатыми бугорками в точке ветвления на средних оборотах. Этот морфотип соответствует экземпляру Спэта, который является паратипом вида (Spath, 1932, табл. 19, фиг. 3). Дж. Калломон (Callomon, 1993, табл. 1) данный экземпляр определяет в качестве *K. cf.*

*vardekloeftensis*, одновременно с голотипом *K. nobilis* Spath (Spath, 1932, табл. 23, фиг. 4). Последний рассматривается как “экстремально инволютная разновидность *K. vardekloeftensis*”. Голотип *K. nobilis* также характеризуется грубыми ребрами на внутренних оборотах. К сожалению, после Спэта образцы аммонитов, найденных *in situ* в стратотипе зоны Calyx, почти не изображались, поэтому судить более определенно о таксономическом статусе указанных видов не представляется возможным.

### биогоризонт *infimum* Gulyaev et Kiselev, 1999

- = слои с *Cadoceras* cf. /aff. *barnstoni*, pars: Гуляев, Киселев, 1999а.
- = *Cadoceras infimum* (биогоризонт), pars: Гуляев, Киселев, 1999б; Гуляев, 2001; 2011; Киселев, Рогов, 2007а,б.
- = *Kepplerites* ex gr. *svalebardensis* и *Cadoceras* ex gr. *frearsi* (слои с, pars): Митта, Стародубцева, 1998
- = *Cadoceras bodylevskiy* (фаунистический горизонт, pars): Митта, 2000
- = *Paracadoceras infimum infimum* (биогоризонт), pars: Гуляев, 2005; 2007.
- = *Kepplerites* aff. *peramplus* (faunal horizons): Mitta, 2005.
- = *Paracadoceras keuppi* (faunal horizons): Mitta, 2005.
- = *Paracadoceras infimum* (биогоризонт), pars: Гуляев, 2011; 2015.

**Категория.** Биостратон основной шкалы верхнего бата Европейской России и альтернативной шкалы Северной Сибири.

**Вид-индекс.** *Cadoceras (Catacadoceras) infimum* Gulyaev et Kiselev (голотип: Гуляев, Киселев, 1999б, табл. I, фиг. 1, 2; ЯрГУ, экз. N 2/267). Нижегородская область, пос. Просек. Верхний бат, зона Calyx.

**Стратотип.** Выделен Д.Б. Гуляевым в разрезе пос. Просек (Нижегородская обл.), слои 7-9 (по описанию в [Киселев, Рогов, 2007б]).

**Аммониты:** В Европейской России: вид-индекс (табл. 11, фиг. 1-6; табл. 12, фиг. 1, 4), *Kepplerites (Kepplerites) svalbardensis* Sokolov et Bodylevsky, *K. (K.)* cf. *rosenkrantzi* Spath, *Toricellites pauper* (Spath), *Pseudocadoceras (Costacadoceras) pisciculus* (Gulyaev). В Восточной Гренландии: вид-индекс (табл. 34, фиг. 1-5), *K. (K.) peramplus*, *K. (K.) svalbardensis*, *Toricellites pauper* (Spath). В Северной Сибири: вид-индекс (табл. 13, фиг. 3,4).

**Местонахождения.** В Европейской России: Нижегородская обл. (Просек, Лекаревка), Саратовская обл., респ. Чувашия (Хвадукасы), респ. Мордовия (Большая Пестровка, Любимово и др.), рес. Коми (Чуркинская Щелья). В Северной Сибири: низовья р. Лены, мыс Чуча. В Восточной Гренландии: Земля Джеймсона (Разрез Fossilbjerget 42, Разрез Mikael Vjerg 33).

**Корреляция.** Биогоризонт *infimum* сопоставляется по виду-индексу с биогоризонтом 22. *peramplus* Восточной Гренландии. Все найденные в гренландской

коллекции Калломона экземпляры *C. infimum* происходят из фауны 22 совместно с *Kepplerites svalbardensis* и *K. peramplus*. В среднерусских разрезах также встречен комплекс разнообразных кепплеритин совместно *C. infimum*, но, тем не менее, восточно-гренландский биогоризонт *peramplus* не может быть установлен в Центральной России (см. выше).

**Распространение.** Европейская Россия, Северная Сибирь, Восточная Гренландия.

### биогоризонт *calyx involutum*, nov.

**Категория.** Биостратон основной шкалы верхнего бата Северной Сибири и аммонитовой шкалы Бореального (Арктического) стандарта.

**Вид-индекс.** Ранний хроноподвид *C. calyx*, из подошвы слоя 43 разреза восточного берега Анабарского залива (Князев и др., 2007, табл. 1, фиг. 1, 2).

**Стратотип** - восточный берег Анабарского залива, обн. 109, слой 43, нижняя часть.

**Аммониты:** только подвид-индекс.

**Корреляция.** Эквивалент фаунистического горизонта 22 (*peramplus*) Восточной Гренландии.

**Распространение.** В настоящее время известен только в Северной Сибири (стратотип). Не исключено его присутствие в Восточной Гренландии в фаунистическом горизонте 22 (*peramplus*), в котором Калломоном (Callomon, 1993) отмечаются кадоцератины, обозначенные названиями *C. cf. franciscus* Spath и *C. cf. victor* Spath, которые рассматриваются здесь как синонимы *C. calyx* (см. описание вида).

### биогоризонт *calyx calyx*, nov.

= *Cadoceras infimum* (биогоризонт), pars: Гуляев, 2001; 2011; Киселев, Рогов, 2007а,б.

= *Paracadoceras infimum infimum* (биогоризонт), pars: Гуляев, 2005; 2007.

= *Kepplerites vardekloftensis* (faunal horizons): Mitta, 2005.

= *Kepplerites cf. vardekloftensis* (биогоризонт): Киселев, Рогов, 2007б.

= *Paracadoceras infimum* (биогоризонт), pars: Гуляев, 2011; 2015.

**Категория.** Биостратон основной шкалы верхнего бата Восточной Гренландии, Северной Сибири, Шпицбергена, Европейской России и аммонитовой шкалы Бореального (Арктического) стандарта.

**Вид-индекс.** Тот же, что и у зоны в целом.

**Стратотип** - В качестве стратотипа логично выбрать один из разрезов Восточной Гренландии, предпочтительнее в стратотипе зоны (западный берег залива Гарри, гора Zackenbjerg, разрез 12). Однако, в восточно-гренландских разрезах до конца не выявлена преемственность кадоцератин группы *C. calyx*, образующих последовательность таксонов

видовой и подвидовой групп. Наоборот, она лучше выражена в разрезах Анабарского залива, поэтому между биогоризонтами, выделенными по этим таксонам, могут быть установлены стабильные границы. Лучшим кандидатом на роль стратотипа биогоризонта *calyx calyx* среди анабарских разрезов является обн. 109 восточного берега (слой 43, кровля).

**Аммониты.** В Европейской России: вид-индекс, *K.(K.) svalbardensis* Sok. et Bodyl.

В Северной Сибири: вид-индекс, номинальный подвид.

В Восточной Гренландии (по Callomon, 1993, с изменениями): вид-индекс; *Kepplerites (Kepplerites) vardekloeftensis* Spath.

**Корреляция.** Биогоризонт *calyx calyx* соответствует в Восточной Гренландии биогоризонту *vardekloeftensis* Callomon, 1993 основной последовательности. Между тем, биогоризонт *vardekloeftensis* не может быть установлен в Европейской России, несмотря на то, что его вид-индекс отмечался в комплексе аммонитов верхней части зоны Кеурри (Mitta, 2005; Митта, 2008) или зоны *Calyx* (в открытой номенклатуре, Киселев, Рогов, 2007) в разрезах бассейна р. Алатырь. Это связано с несколькими причинами.

1. Характеристика *K.(K.) vardekloeftensis* весьма противоречива, что мешает его диагностике. При выделении вида Дж. Калломоном (Callomon, 1993, с. 102) был обозначен голотип (Spath, 1932, табл. 25, фиг. 2) и паратип (Spath, 1932, табл. 25, фиг. 1) из экземпляров, которые Спэт определял как *K. tychonis* Ravn. Описание *K.(K.) vardekloeftensis* в литературе отсутствует, а определение видовых отличительных признаков по образцам Спэта затруднено из-за их плохой сохранности: скульптура эродирована, что не дает возможности подсчитать число ребер на КЖК голотипа. Однако, очевидно, что к типовой серии принадлежат экземпляры с изящным морфотипом и тонкой, густой ребристостью. Наряду с этим, к синонимам или вариациям нового вида Калломон отнес и экземпляры других видов с груборебристым морфотипом (с ярко выраженным шиповатыми бугорками в точке ветвления на средних оборотах): паратип вида *K. rosenkrantzi* Spath (Spath, 1932, табл. 19, фиг. 3) и голотип *K. nobilis* Spath (Spath, 1932, табл. 23, фиг. 4). Последний Калломоном предположительно рассматривается как “экстремально инволютная разновидность *K. vardekloeftensis*”. Экземпляры кепплеритов с таким морфотипом встречаются в среднерусских разрезах в нижних биогоризонтах верхнего бата (*infimum* и cf. *rosenkrantzi*), не содержащих *C. calyx*.

2. По Калломону, *K. svalbardensis* и *Cadoceras calyx* в В. Гренландии встречаются в разных биогоризонтах: первый – в биогоризонте *peramplus*, а второй – *vardekloeftensis*. В разрезе Большая Пестровка они найдены совместно в одной конкреции (слой 1b).

3. В разрезе Большая Пестровка (характеризуется наиболее полным инфразональным объемом верхнего бата в Центральной России) *Keplerites* из различных интервалов и биогоризонтов в пределах одной морфы отличаются друг от друга настолько незначительно, что их таксономические определения становятся условностью. Например, экземпляры *Keplerites* из биогоризонта *nageli*, обозначенные как *K. (K.) aff. inflatus* (Митта, 2008, табл. 1, фиг. 1, 2) даже в деталях не отличаются от экземпляра, названного *K. (K.) vardekloeftensis* (Митта, 2008, рис. 1). Тончайшие отличия между ними обусловлены, в основном, сохранностью материала. Они принципиально не отличаются от многих экземпляров *K. svalbardensis* из слоя 1a, где варибельность вида проявляется как по признакам ребристости, так и по конечному диаметру раковины. Таким образом, диагностика этих видов крайне субъективна, поэтому проводить в среднерусских разрезах инфразональное расчленение по кепплеритам весьма рискованно. В настоящее время представляется более надежным с этой же целью использовать кадоцератин.

**Распространение.** В Северной Сибири: Анабарский залив, обн. 109, слой 43, верхняя часть; низовья р. Лены, разрез Южная Чекуровка. В Европейской России: респ. Мордовия, разрез Большая Пестровка, слой 1b. В Восточной Гренландии может быть установлен как параллельный биогоризонту *vardekloeftensis*.

#### Зона APERTUM Callomon, 1975

- = *Cadoceras* sp. nov. B (Zone): Callomon, 1972
- = *Cadoceras apertum* (Zone, зона): Callomon, 1975; 1979; 1985; 1993; 2003b; Захаров и др., 1997; Репин, 2005; Захаров, Рогов, 2008
- = unnamed Zone: Mitta, 2005
- = *Cadoceras infimum* (зона) pars: Гуляев, Киселев, 1999а,б; Гуляев, 2001
- = *Paracadoceras infimum* (зона) pars: Гуляев, 2005; 2011; 2013а,б; 2015

**Категория.** Биостратон основной шкалы верхнего бата Восточной Гренландии, Европейской России и аммонитовой шкалы Бореального (Арктического) стандарта.

**Вид-индекс:** *Cadoceras apertum* Callomon et Birkelund (голотип: Callomon, Birkelund, 1985, pl. 2, fig. 1; Восточная Гренландия, Земля Джеймсона, верхний бат, зона Apertum).

**Стратотип:** выделен Дж. Калломоном (Callomon, 1993) в Восточной Гренландии - Земля Джеймсона, разрез Fossilbjerget SW 43 (Surlik et al., 1973, fig. 23; Callomon, 2003, fig. 2).

**Объем:** В Восточной Гренландии пять биогоризонтов выделены Дж. Калломоном (Callomon 1993): *Cadoceras apertum*  $\alpha$ ,  $\beta$ ,  $\gamma$  (фауны 24-26); *Keplerites tenuifasciculatus*

(фауна 27); *Cadoceras* cf./aff. *breve* (фауна 28). В Европейской России два биогоризонта - *Cadoceras apertum* и *Cadoceras 'bodylevskiy'*.

**Замечания.** Несмотря на то, что аммониты зоны *Apertum* были обнаружены в Центральной России достаточно давно (Mitta, 2005), до сих пор не удавалось найти подходящее место для этой зоны в региональной шкале средней юры Европейской России. Для зонального регионального стандарта она была неудобна, поскольку долгое время сопоставлялась с базальным нижним келловеем, как Европы (зона *Herveyi*), так и России (зона *Elatmae*) - полностью (Callomon, 1975; 1985; Меледина, 1987; Гуляев, 2001; 2011; Репин, 2005; Захаров, Рогов, 2008) или частично (Callomon, 1993; 1994; 2003b; Гуляев, Киселев, 1999б; Киселев, Рогов, 2007а,б; Гуляев, 2015). После сопоставления последовательности видов *Keplerites* в Германии, Восточной Гренландии, Европейской России и Северного Кавказа (Mönnig, Dietl, 2017) стало очевидно, что большая часть или вся зона *Apertum* соответствует верхней трети верхнего бата. Поскольку в шкале верхнего бата Европейской России в терминальной его части до сих пор не выделена зона с устойчивой номенклатурой, представляется правильным установить здесь зону *Apertum*. Эта зона завершает всю последовательность восточно-гренландских зон в зональной шкале бата.

**Корреляция.** Эквивалент большей части зоны *Apertum* Восточной Гренландии (фаунистические горизонты 24-27, по Callomon, 1993), зоны *Discus* и, возможно, верхней части подзоны *Hannoveranus* Германии (по Mönnig, Dietl, 2017).

#### биогоризонт *apertum* Callomon, 1993 emend. Mitta, 2005

= *Cadoceras apertum*  $\alpha, \beta, \gamma$  (faunas): Callomon, 1993

= *Cadoceras apertum* (faunal horizon, биогоризонт): Mitta, 2005; Гуляев, 2015

**Категория.** Биостратон основной шкалы верхнего бата Восточной Гренландии, Европейской России и аммонитовой шкалы Бореального (Арктического) стандарта.

**Вид-индекс и стратотип** как и у зоны в целом.

**Аммониты:** В Восточной Гренландии: вид-индекс, *Pseudocadoceras* (*Costacadoceras*) sp. nov., *Keplerites* (*Keplerites*) *traillensis* Donovan, K. (*K.*) cf./aff. *traillensis* Donovan, *Toricellites* spp. В Европейской России: вид-индекс, *Keplerites* (*Keplerites*) spp.

**Замечания.** 1. В разрезах Восточной Гренландии вид-индекс представлен последовательностью хроновариаций, обозначенных нелиннеевскими символами  $\alpha, \beta, \gamma$ . Несмотря на то, что автором вида Калломоном признаются незначительные отличия этих

разновидностей, на практике эти морфы визуально неразличимы. Морфа *C. apertum*  $\beta$  на средних (табл. 21, фиг. 1-3) и поздних оборотах (табл. 23, фиг. 1, 2), к которой относится вся типовая серия вида, морфологически однотипна с морфой *C. apertum*  $\alpha$  (табл. 22, фиг. 1,2). Изучение выборок всех морф из коллекции Калломона (геологический музей Копенгагена) показало, что даже статистически они почти не разделяются ни по одному морфологическому признаку, и только в целом, как один вид, могут распознаваться относительно других видов (например, рис. 1.6.11). Поэтому для решения корреляционных задач удобнее использовать биогоризонт *apertum*, эквивалентный трем фаунистическим горизонтам Калломона *apertum*  $\alpha, \beta, \gamma$ . В таком виде биогоризонт был установлен в Поволжье Митта (Mitta, 2005), несмотря на то, что в схеме корреляции он сопоставлялся с фаунистическим горизонтом *apertum*  $\alpha$ .

2. В Среднем Поволжье биогоризонт установлен впервые Митта (разрез Алатырь III), после чего присутствие вида-индекса было подтверждено в разрезе Репьевка (Большая Пестровка 1) Киселевым и Роговым (2007б). Впоследствии биогоризонт был установлен Гуляевым (2015) в четырех разрезах Мордовии - Репьевка, Большая Пестровка, Трофимовщина, Старое. Положение биогоризонта *apertum* в шкале верхнего бата этих авторов разное: в шкале Митта он расположен в нижней части "зоны без названия" (=зона *Apertum* в данной работе), выше которой отмечен перерыв, а в шкале Гуляева находится в кровле верхнего бата, выше выделенного им биогоризонта *sakharovi* (= '*bodylevskiy*' в данной работе). Поскольку взаимное расположение обоих биогоризонтов не наблюдается ни в одном разрезе Мордовии, их положение в инфразональной шкале Европейской России весьма условно. Поэтому в предлагаемой здесь схеме (рис. 2.2.3, 2.7.1) они обозначены пунктиром. Тем не менее, положение биогоризонта *apertum* в подошве зоны отвечает его положению в гренландской шкале и подтверждается корреляцией верхнего бата Среднего Поволжья, Гренландии и Германии по кепплеритам (по Mönnig, Dietl, 2017).

**Корреляция.** Биогоризонт соответствует нижней части зоны *Apertum* Восточной Гренландии (фаунистические горизонты 24-26) и по кепплеритам соответствует верхней части подзоны *Hannoveranus* и низам зоны *Discus* Германии (по Mönnig, Dietl, 2017).

#### биогоризонт '*bodylevskiy*' Kiselev & Rogov, 2007

- ?= fauna C11. *Cadoceras bodylevskiy* (pars): Callomon, 1984b
- = *Paracadoceras infimum* subsp. nov. (биогоризонт): Гуляев, 2005
- = *Cadoceras bodylevskiy* (биогоризонт): Киселев, Рогов, 2007а,б
- = *Paracadoceras* cf./aff. *ammon* (биогоризонт): Гуляев, 2011
- = *Paracadoceras sakharovi* (биогоризонт): Гуляев, 2015



**Категория.** Биостратон основной шкалы верхнего бата Европейской России.

**Вид-индекс:** *Cadoceras (Paracadoceras) cf. bodylevskyi* Frebold. Нижегородская обл, разрез Просек, слой 10 (по Киселев, Рогов, 2007б). Кровля верхнего бата.

**Аммониты:** вид-индекс, *Pseudocadoceras (Costacadoceras) cf. pisciculus* Gulyaev, *Kepplerites (Kepplerites) cf. traillensis* Donovan, *K. (K.) cf. radiatus* Sakharov et Lominadze, *Toricellites cf. pauper* (Spath).

**Замечания.** 1. Экземпляры вида-индекса биогоризонта из разреза Просек весьма близки к типовым экземплярам *Cadoceras bodylevskyi* (голотип: Frebold, 1964, табл. 17, фиг. 1. Канадский Арктический Архипелаг, остров Эксель Хэйберг, Стрэнд-фиорд. Формация Сэвик, нижние кадоцерасовые слои). Тем не менее, особенности сохранности материала в разрезе Просек не позволяют с полной уверенностью сопоставлять эти формы. В работах Гуляева (2005, 2011, 2015) те же самые кадоцератины обозначены под другими названиями (см. синонимику). В связи с неустойчивостью их номенклатуры описываемый биогоризонт сопоставляется с биогоризонтом *bodylevskyi* Callomon, 1984 условно, рассматривается как сугубо провинциальный (Европейской России и, возможно, Северного Кавказа) биостратон, поэтому его название берется в кавычки.

По мнению Гуляева, кадоцератины из слоя 10 разреза Просек (Киселев, Рогов, 2007б, табл. 3, фиг. 1-5) принадлежат к виду *C. sakharovi* Mitta (голотип: Митта, 2011, табл. 5, фиг. 1), который рассматривается здесь как филогенетически близкий к *C. bodylevskyi*. Поэтому в том же слое разреза Просек и других разрезах Европейской России (Хвадукасы, Лекаревка, Чуркинская Щелья) с эквивалентными слоями он выделяет биогоризонт *sakharovi*. К сожалению, это название столь же условно в силу вышерассмотренных причин, поэтому здесь не используется. Окончательное решение номенклатурных вопросов, связанных с таксономическим определением вида-индекса данного биогоризонта, может быть осуществлено только после описания более качественного палеонтологического материала.

2. Биогоризонт '*bodylevskyi*', выделяемый в разрезе Просек, в данной работе не рассматривается эквивалентным биогоризонту *bodylevskyi*, который был до этого выделен в разрезе Лекаревка (Митта, 2000) (объяснения см. в главе 2.2).

**Корреляция.** Биогоризонт занимает терминальное положение в верхнем бате Европейской России и по кепплеритам соответствует зоне Discus Германии (по Mönning, Dietl, 2017) и верхней части зоны Apertum Восточной Гренландии (фаунистические горизонты 26-27, по Callomon, 1993).

При выделении биогоризонта *bodylevskyi* Дж. Калломон (а позднее и В.В.Митта (2000б)) понимали его географическое распространение не только в пределах Канадского

Арктического архипелага, но и на территории северного Юкона (зона *Bodylevskiyi* (Poulton, 1987)). Как отмечалось разными исследователями (Гуляев, 2005; Киселев, Рогов, 2007а,б), образцы, изображенные Фребольдом и Пултоном под одним названием *C. bodylevskiyi*, относятся к разным, но близким, видам одной филемы *Paracadoceras*: *C. bodylevskiyi* Frebold (типовая серия вида) и *C. breve* Blake (Poulton, 1987, pl. 27, fig. 2-6; pl. 28, fig. 1-9). Первый маркирует кровлю бата, второй – базальные слои келловея. Положение биогоризонта *bodylevskiyi* в бате в Среднем Поволжье (разрез Просек) определяется его расположением ниже слоев с *Kepplerites keppleri* и *Macrocephalites jacquoti*, маркеров подошвы келловея. Вышележащий биогоризонт *breve* характеризуется присутствием *M. jacquoti* в нескольких разрезах Европейской России и должен быть отнесен к келловею.

**НИЖНИЙ КЕЛЛОВЕЙ**  
**Зона ELATMAE Nikitin, 1881**  
**биогоризонт *breve* (Callomon, 1984) emend. (Gulyaev, 2002)**

- = *Paracadoceras breve* + *Kepplerites keppleri* (fauna): Callomon, 1984b
- = fauna C11. *Cadoceras bodylevskiyi* (pars): Callomon, 1984b
- = Fauna 28. *Cadoceras (Paracadoceras)* cf. or aff. *breve*: Callomon, 1993
- = *Cadoceras variable* (слои с): Меледина, Захаров, 1996
- = *Cadoceras bodylevskiyi* (горизонт, pars): Митта, 2000
- = *Cadoceras poultoni* (биогоризонт): Gulyaev, 2002 (в Gulyaev et al, 2002); Гуляев, 2005
- = *Cadoceras breve* (биогоризонт): Киселев, Рогов, 2007а,б

**Категория.** Биостратон основной шкалы нижнего келловея Европейской России, Восточной Гренландии и аммонитовой шкалы Бореального (Арктического) стандарта.

**Вид-индекс:** *Cadoceras (Paracadoceras) breve* Blake (голотип: Blake, 1905, pl. 5, fig. 1; Page, 1988, pl. 17, fig. 3; в данной работе, фототабл. 25, фиг. 3. Англия, Дорсет, вблизи Weymouth, East Fleet. Нижний келловей).

В синонимику *C. breve* включены аммониты, описанные под другими названиями: *C. bodylevskiyi* Frebold 1964 (Poulton, 1987, pl. 27, 28), *C. tschegemicum* Lominadze 1975 (Ломинадзе, 2004, табл. 1, фиг. 4, 5; табл. 2, фиг. 1; здесь, фототабл. 24, фиг. 4), *C. variable* Spath (Меледина, 1994, табл. 8, фиг. 1, 2); *C. poultoni* Gulyaev 2005 (= *C. bodylevskiyi* Frebold sensu Poulton; голотип в Poulton, 1987, pl. 27, fig. 4-6). Голотип *C. breve* представлен взрослыми оборотами без конечной жилой камеры. Морфотип этого экземпляра специфичен: первичные ребра наполовину превратились в бугорки и с косым наклоном покрывают не только умбиликальные, но и боковые стороны оборота. В начале оборота от бугорковидных первичных ребер, чуть выше умбиликального перегиба, ответвляется по три вторичных ребра. Подобный морфотип характерен для взрослых

оборотов (но не КЖК) всех изображенных экземпляров в работе Пултона на табл. 28, голотипа *C. tschegemicum* (Ломинадзе, 2004, табл. 1, фиг. 5).

Конечная жилая камера *C. breve* близка к таковой *C. bodylevskyi* Frebold, но отличается по признакам филогенетического тренда *C. (Paracadoceras)*: большим числом ребер и широким умбиликом. Это отличие впервые было отмечено Д.Б. Гуляевым, который выделил экземпляры Пултона как самостоятельный вид, отличный от *C. bodylevskyi*. КЖК паратипа *C. tschegemicum* (Ломинадзе, 2004, табл. 2, фиг. 1) находится в одном морфологическом поле *C. breve* вместе с типом *C. poultoni* (Poulton, 1987, pl. 27, fig. 4-6), что позволяет считать их одним видом и, следовательно, младшими синонимами *C. breve*.

**Стратотип** (предложен Д. Б. Гуляевым (2005)): Чуркинская Щелья (р. Пижма, Республика Коми). Нижний келловей, зона *Elatmae*, слой 3 (алевроит с крупными конкрециями алевролита). Типовое местонахождение голотипа вида-индекса (единственный образец этого вида, найденный в Англии) в качестве стратотипа является неудачным, поскольку точное происхождение образца в интервале пачки Флит (Fleet Member) Верхнего Корнбраша неизвестно.

#### АММОНИТЫ.

<b>Аммониты</b> h – голотип. <sup>1</sup> Гуляев, 2005; Меледина, 1994; <sup>2</sup> Ломинадзе, 1982; <sup>3</sup> Callomon, 1993; <sup>4</sup> Poulton, 1987	Европейская Россия		Северный Кавказ <sup>2</sup>	Англия	Восточная Гренландия <sup>3</sup>	Арктическая Канада <sup>4</sup>
	Просек	Бассейн р. Пижмы <sup>1</sup>				
<i>Cadoceras (Paracadoceras) breve</i> Blake				h	cf	
<i>C. (Catacadoceras) cf. nordenskjoldi</i> Callomon et Birkelund					?	
<i>Pseudocadoceras (Costacadoceras) cf. pisciculus</i> Gulyaev						
<i>Keplerites (Keplerites) ex gr. kepleri</i> (Oppel)				?		
<i>Macrocephalites jacquoti</i> Douville				?		
<i>M. tumidus</i> (Rein.)			?			
<i>M. pila</i> (Nikitin)			?			

**Стратиграфическое положение и корреляция.** В настоящее время известно, что голотип вида происходит из пачки Флит Верхнего Корнбраша, которая в районе Уэймут включает подзоны *Kepleri*, *Terebratus* и низы *Kamptus* (Page, 1989). Дж. Калломон (Callomon, 1984b) ассоциировал этот вид с *K. kepleri*, который встречается хроностратиграфически ниже слоев с *Cadoceras elatmae*. Впоследствии он допустил (Callomon, 1993), что голотип происходит из верхней части подзоны *Kepleri*. Предполагается даже более точный интервал нахождения голотипа - подзона *Terebratus* (Page, 1989), биогоризонт *terebratus* α (Callomon et al., 1988). Все вышеперечисленные указания являются гипотетическими, поэтому истинное местоположение голотипа в разрезах пачки Флит остается не ясным.

Д.Б. Гуляев (2005) в разрезах бата и келловея на р. Пижме установил, что этот вид (определяемый им как *Paracadoceras poultoni*, Гуляев, 2005, фототабл. VI, 6) найден совместно с первыми макроцефалитами из группы *Macrocephalites jacquoti*, и расположен между биогоризонтами *P. infimum* subsp. nov. и *P. primaevum* (= *freaarsi* здесь). В последнем биогоризонте также присутствует *M. jacquoti*. Таким образом вид характеризует базальный интервал нижнего келловея, нижнюю часть биогоризонта *jacquoti*, эквивалентного биогоризонту *keppleri*. Однако, как уже отмечалось, *M. jacquoti* в Южной Германии встречаются также в двух верхних биогоризонтах бата (*hollandi* и *hochstetteri*) (Callomon et al., 1989; Dietl, 1994). *M. jacquoti* из горизонта *breve* по степени редукции скульптуры отличаются от батских и находятся в поле признаков келловейских представителей вида (Киселев, Рогов, 2007а). Дополнительным свидетельством в пользу того, что *M. jacquoti* в разрезе Просек маркируют основание келловея, служат находки вместе с ними *Kepplerites* ex gr. *keppleri*. Кроме того, в подзоне *Kepplegi* Англии также “преобладают сжатые и тонкоробристые макроконхи макроцефалитид, относящиеся к *M. jacquoti* и *M. verus*” (Page, 1989, с. 369). Появление *M. jacquoti* в разных районах суббореальной области (Англия и Русская платформа), скорее всего, было синхронным.

Корреляция биогоризонта *breve* с восточно-гренландской фауной cf./aff. *breve* достаточно сложна и разобрана выше (гл. 2.1.4). Предположительно, он соответствует только верхней части последнего.

На Северном Кавказе биогоризонт может быть установлен в нижней части “слоев с *Macrocephalites macrocephalus*” (по Ломинадзе, 1982) в двух разрезах, где был найден *in situ* *C. tschegemicum* (рассматриваемый здесь как *C. breve*): на р. Чегем (слой 3, в 1,8-2,2 м выше подошвы) и на водоразделе р. Черек Балкарский-Псыгансу (приблизительно, в интервале нижних 9 м выше подошвы слоя 1 (Ломинадзе, устное сообщение, 2006)). Вместе с видом-индексом в разрезах встречены различные макроцефалитиды, более разнообразные в разрезе Чегем (как *M. tumidus*, *M. pila* по Т.А. Ломинадзе). Первые макроцефалиты в разрезе Чегем найдены ниже, в слое 2 (*Indocephalites sphaericus tschegemensis* Lominadze (Ломинадзе, 1967, табл. XVIII, фиг. 2; = ?*Bullatomorphites* sp.), *Kamptokephalites grantanus* (Opp.) (Ломинадзе, 1967, табл. IV, фиг. 4 = *Macrocephalites* sp. [m]). Не исключено, что этот слой также может принадлежать биогоризонту *breve*, хотя его возраст может быть и батским.

#### биогоризонт *freaarsi* (Gulyaev, 2005)

- = *Cadoceras elatmae* (фаунистический горизонт), pars: Гуляев, Киселев, 1999б.
- = *Paracadoceras primaevum* (биогоризонт): Гуляев, 2005; 2009; 2011; 2015а,б
- = *Cadoceras freaarsi* (биогоризонт): Киселев, Рогов, 2007а,б.

**Категория.** Биостратон основной шкалы нижнего келловоя Европейской России и аммонитовой шкалы Бореального (Арктического) стандарта.

**Вид-индекс.** *Cadoceras (Paracadoceras) frearsi* (Orbigny, 1845) emend. (Nikitin, 1885) (неотип: Nikitin, 1885, табл. 12, фиг. 52; Сазонов, 1957, табл. 4, фиг. 1, la). Нижний келловей, зона Elatmae в разрезе у пос. Елатьма (Рязанская обл.).

**Стратотип.** Предложен Д.Б. Гуляевым (2005) в разрезе Чуркинская Щелья (р. Пижма, басс. р. Печоры) в слоях 4-5 (по Гуляев, 2007).

**Аммониты:** вид-индекс, *Cadoceras* cf./aff. *falsum* Voronetz, *Pseudocadoceras (Costacadoceras)* aff. *mundum* (Sazonov), *Macrocephalites* cf./aff. *jacquoti* Douv.

**Распространение.** Европейская Россия (Среднее и Верхнее Поволжье, бассейны р. Печоры и Сысолы), Северный Кавказ.

**Корреляция.** По положению соответствует верхней части биогоризонта *K. kepleri* (*K. kepleri* II) Южной Германии (Monnig, 2014; Monnig, Dietl, 2017), нижней части Nordenskjoeldi (биогоризонт *C. nordenskjoeldi* α) Восточной Гренландии и биогоризонту *C. pseudofrearsi* В Северной Сибири.

#### биогоризонт *falsum* Mitter, 1998

См. ниже, в описании зоны Anabarensis

#### биогоризонт *elatmae* Gulyaev et Kiselev, 1999

- = *Cadoceras elatmae* (фаунистический горизонт), pars: Гуляев, Киселев, 1999б; Гуляев, 1999.
- = *Cadoceras elatmae* (фаунистический горизонт, faunal horizon): Митта, 2000; Mitter et al., 2015.
- = *Cadoceras elatmae* (биогоризонт): Гуляев, 2001; 2009; 2011; 2015а,б; Киселев, Рогов, 2007а,б.
- = *Paracadoceras elatmae elatmae* (биогоризонт): Гуляев, 2005.

**Категория.** Биостратон основной шкалы нижнего келловоя Европейской России и аммонитовой шкалы Бореального (Арктического) стандарта.

**Вид-индекс.** *Cadoceras (Paracadoceras) elatmae* (Nikitin, 1881) (неотип: Nikitin, 1881, табл. 11, фиг. 20; Митта, 2000, табл. 16, фиг. 1). Нижний келловей, зона Elatmae в разрезе у пос. Елатьма (Рязанская обл.).

**Стратотип.** Предложен Д.Б. Гуляевым (2005) в разрезе у пос. Просек (Нижегородская обл.) в слое 2д-ж (по Гуляев, 2001) (соответствует слоям 9-11 в [Киселев, Рогов, 2007а]).

**Аммониты:** вид-индекс, *Cadoceras simulans* Spath, *Ps. (Cos.) mundum* (Sasonov), *Macrocephalites verus* Buckman, *M. zickendrathi* Mitta, *M. multicostatus* (Paryschev), *M. prosekensis* Gulyaev, *M. pavlowi* Smorodina, *M. cf. terebratus* (Phillips).

**Распространение.** Европейская Россия (Среднее и Верхнее Поволжье, Окско-Донское междуречье, бассейны р. Печоры и Сысолы), Украина (окрестности г. Канев, Припятский прогиб), Северный Кавказ (горная Чечня, Ингушетия, Кабардино-Балкария, Грузия, Абхазия).

**Корреляция.** По положению соответствует биогоризонту *C. suevicum* α Южной Германии (Callomon et al., 1989) и биогоризонту *C. cf. elatmae* Северной Сибири.

### Зона ANABARENSE Meledina, 1994

- = *Cadoceras elatmae* (Zone, зона), pars: Sachs, 1962; Сакс и др., 1970; Меледина, 1973; 1976; 1977.
- = *Cadoceras elatmae* (зона): Меледина, 1987; 1991; Князев и др., 2009б; 2010; 2020; Никитенко и др., 2013.
- = *Cadoceras anabarense* (зона): Меледина, 1994; Меледина и др., 1998; Репин, 1999; 2005; 2007; Репин и др., 2006; Князев и др., 2002; 2006; 2007; 2009а.
- = *Cadoceras tschernyschewi* (зона): Князев и др., 2009б; 2010; 2020; Никитенко и др., 2013.

**Категория.** Биостратон основной шкалы нижнего келловоя Северной и Восточной Сибири и Земли Франца-Иосифа.

**Вид-индекс.** *Cadoceras (Paracadoceras) anabarense* Bodylevsky, 1960 (голотип: Бодылевский, 1960, табл. IV, фиг. 3а,б). Нижний келловей Анабарского залива.

**Стратотип.** В Северной Сибири не известно обнажения с полной инфразональной последовательностью в зоне, поэтому предлагается в качестве стратотипов рассматривать оба разреза Анабарского залива - восточного берега, обн. 109 (голостратотип) и западного берега, обн. 4, 4а (гипостратотип) (по Князев и др., 2010), которые образуют сводный разрез с полной последовательностью биогоризонтов.

**Объем.** Пять биогоризонтов: *Cadoceras pseudofrearsi pseudofrearsi*; *Cadoceras pseudofrearsi latum*; *Cadoceras falsum*; *Cadoceras cf. elatmae*; *Cadoceras kniazevi*.

**Замечания.** 1. Несмотря на неоднократные попытки установить в базальном нижнем келловее Северной Сибири зону *Elatmae* (см. синонимику), в данной работе принимается вариант С.В. Мелединой, которая выделила в том же стратиграфическом интервале зону *Anabarense*. Последняя основана на эудемичном северо-сибирском виде-индексе, а не *C. elatmae* - виде, характерном для Европейской России. В пользу такого решения приняты следующие обстоятельства:

а. Среди экземпляров базальных раннекелловейских кадоцератин Северной Сибири, изображенных в литературе, в том числе и под названием *C. elatmae*, нет, по

нашему мнению, ни одного, который может относиться с полной уверенностью к этому виду. Как показано выше, эти экземпляры происходят из биогоризонта *falsum* разрезов Анабарского залива, который в среднерусских разрезах предшествует биогоризонту *elatmae*. В соответствии с излагаемой здесь позицией, они относятся либо к *C. anabarense*, или к *C. falsum*. Только в разрезе восточного берега Анабарского залива (подошва слоя 45) среди кадоцератин могут быть определены с большей вероятностью *C. elatmae*, но они редко имеют полноценную сохранность, находятся в конденсированном состоянии и никогда не изображались в публикациях. Поэтому присутствие настоящих *C. elatmae* в этом разрезе до сих пор нельзя считать доказанным.

б. Установление зоны *Elatmae* по другим кадоцератинам так же проблематично. В аммонитовом комплексе базального нижнего келловея в Северной Сибири только один вид может достоверно рассматриваться как общий со среднерусским комплексом - *Cadoceras falsum*, в то время как остальные имеют лишь поверхностное сходство с характерными среднерусскими видами (*C. frearsi*, *C. tschernyschewi*), обусловленное параллелизмами (см. выше). В целом, северо-сибирские комплексы большинства биогоризонтов состоят из аммонитов местного или сугубо арктического происхождения, поэтому обозначение зоны по эндемичному таксону представляется более уместным.

2. В объем зоны *Anabarense* включена также зона *Tschernyschewi*, выделенная сибирскими специалистами (см. синонимику) в Анабарском заливе выше зоны *Elatmae*. Это связано как с другой интерпретацией вида-индекса, так и с иными причинами (см. ниже).

**Распространение.** Зона характерна только для Северной Сибири (Анабарский залив, Оленекский залив, низовья р. Лены) и прилегающих регионов Арктики (Земля Франца-Иосифа).

**Корреляция.** Соответствует зоне *Elatmae* в полном объеме и части зоны *Subpatruus* Европейской России; верхней части зоны *Apertum* и зоне *Nordenskjöldi* Восточной Гренландии.

#### биогоризонт *pseudofrearsi pseudofrearsi*, nov.

= *Cadoceras frearsi* (подзона), pars: Князев и др., 2009б,в; 2010; Никитенко и др., 2013.

**Категория.** Биостратон основной шкалы нижнего келловея Северной Сибири.

**Вид-индекс.** *Cadoceras (Paracadoceras) pseudofrearsi pseudofrearsi* - ранний номинальный хроноподвид (голотип: ГМ ИГАБМ СО РАН, экз. № 177/722; изображен в Князев и др., 2009, табл. I, фиг. 1). Восточный берег Анабарского залива, обн. 109, основание пачки 44. Нижний келловей, зона *Anabarense*, нижняя часть.



**Стратотип** - восточный берег Анабарского залива, обн. 109, слой 42, верхняя часть.

**Аммониты:** вид-индекс, *Cadoceras aff. apertum* Call. et Birk.

**Распространение.** Только Северная Сибирь: восточный берег Анабарского залива, обн. 109, слой 44, нижняя часть; о. Большой Бегичев, обн. 503, сл. 2, подошва (по Князев и др, 2010).

**Корреляция.** Соответствует базальной части подзоны Elatmae (биогоризонту *Cadoceras breve*) Европейской России. Эквивалент фаунистического горизонта *Cadoceras cf./aff. breve* (кровля зоны Apertum) Восточной Гренландии.

#### биогоризонт *pseudofrearsi latum*, nov.

= *Cadoceras frearsi* (подзона), pars: Князев и др, 2009б,в; 2010; Никитенко и др., 2013.

**Категория.** Биостратон основной шкалы нижнего келловея Северной Сибири.

**Вид-индекс.** *Cadoceras (Paracadoceras) pseudofrearsi latum* sp. et subsp. nov. - поздний хроноподвид (изображен в Князев и др., 2010, табл. I, фиг. 1-3). Восточный берег Анабарского залива, обн. 109, средняя часть пачки 44. Нижний келловей, зона Anabarensis.

**Стратотип** - восточный берег Анабарского залива, обн. 109, слой 44, конкреционный горизонт в 3,7 м выше подошвы (по Князев и др, 2010).

**Аммониты:** только вид-индекс.

**Распространение.** Только Северная Сибирь (стратотип).

**Корреляция.** Эквивалент биогоризонта *Cadoceras frearsi* зоны Elatmae Европейской России. Соответствует по положению фаунистическому горизонту *Cadoceras nordenskjoldi*  $\alpha$  (подошва зоны Nordenskjoldi) Восточной Гренландии.

#### биогоризонт *falsum* Mittern, 1998

= *Cadoceras falsum* (фаунистический горизонт): Митта, Стародубцева, 1998; Митта, 2000; 2016.

= *Cadoceras quenstedti* (биогоризонт): Киселев, Рогов, 2007а,б.

**Категория.** Биостратон основной шкалы нижнего келловея Северной Сибири, Европейской России и аммонитовой шкалы Бореального (Арктического) стандарта.

**Вид-индекс.** *Cadoceras falsum* Voronetz (лектотип: Воронец, 1962, табл. VII, фиг. 2, табл. XIX, фиг. 1). Нижний келловей Анабарского залива.

**Стратотип.** Биогоризонт первоначально был выделен в разрезах Центральной России, но без указания стратотипа. В качестве стратотипа предлагается разрез западного



берег Анабарского залива, обн. 4, 4а, слой 3 (по Князев и др., 2010), который является типовым местонахождением вида-индекса.

**Аммониты:** В Северной Сибири: вид-индекс, *Cadoceras (Paracadoceras) anabarensis* Bodyl., *Pseudocadoceras (Costacadoceras) insolitum* Meled. В Европейской России: вид-индекс, *C. (P.) aff. elatmae* (Nik.), *Ps. (Cos.) cf. insolitum* Meled., *Macrocephalites* spp.

**Распространение.** Северная Сибирь (Анабарский залив, о. Большой Бегичев, п-ов Урюнг-Тумус), Арктическая Канада (о. Аксель Хейберг), Европейская Россия (басс. р. Суры и р. Печоры).

**Корреляция.** Эквивалент биогоризонта *Cadoceras quenstedtiforme* зоны Kerplegi Южной Германии (по Mitta et al., 2015). В Восточной Гренландии соответствует по положению фаунистическому горизонту *Cadoceras nordenskjoldi* β (кровля зоны Nordenskjoldi).

#### биогоризонт '*elatmae*' (Knyazev et al., 2009)

= *Cadoceras elatmae* (подзона), pars: Князев и др., 2009б,в; 2010; Никитенко и др., 2013.

**Категория.** Биостратон основной шкалы нижнего келловоя Северной Сибири.

**Вид-индекс.** *Cadoceras (Paracadoceras) cf. elatmae* (Nik.). Экземпляры этого вида не изображались в публикациях и представлены в колл. № 177, Геологического музея ИГАБМ СО РАН (Якутск).

**Стратотип** - восточный берег Анабарского залива, обн. 109, слой 45, подошва. горизонт с линзами аммонитового ракушняка.

**Аммониты:** вид-индекс, *Pseudocadoceras* spp.

**Распространение.** Северная Сибирь, только стратотип.

**Замечания.** Биогоризонт выделяется предварительно в слое, который может быть сконденсирован (см. выше). Тем не менее, базальный прослой с кадоцератинами, в котором найдены *C. (P.) cf. elatmae*, стратиграфически заведомо отличается от предшествующего ему биогоризонта *falsum*, что позволяет его рассматривать как самостоятельный биогоризонт. Предположительно, он эквивалентен биогоризонту *elatmae* Европейской России, однако полная уверенность в этом может быть достигнута после дополнительных исследований кадоцератин из данного прослоя.

#### биогоризонт *knyazevi*, nov. (Knyazev et al., 2009)

= *Cadoceras tschernyschewi* (зона), pars: Князев и др., 2009б,в; 2010; Никитенко и др., 2013.

= *Cadochamousetia tschernyschewi* (зона), pars: Князев и др., 2017.

**Категория.** Провизорный биостратон основной шкалы нижнего келловоя Северной Сибири.

**Вид-индекс.** *Cadoceras kniazevi* sp. nov. (Князев и др., 2010, табл. III, фиг. 1,2). Нижний келловей, верхняя часть зоны *Anabarensis* западного берега Анабарской губы (обн. 4, сл. 4, нижний конкреционный горизонт).

**Стратотип** выделен в Князевым и др. (2010) на западном берегу Анабарского залива, обн. 4, 4а, слой 4 (нижний горизонт конкреций карбонатных алевролитов).

**Аммониты:** вид-индекс, *Pseudocadoceras* spp.

**Распространение.** Северная Сибирь (Анабарский залив, о. Большой Бегичев, предположительно, р. Анабар).

**Замечания.** В слоях, относящихся к данному биогоризонту, сибирские специалисты выделяют зону *Cadoceras tschernyschewi*, поскольку, по их мнению, найденные в них кадоцератины относятся к *Cadoceras tschernyschewi* Sokolov (лектотип: Соколов, 1912, табл. 1, фиг. 2), весьма характерному для нижней части зоны *Subpatruus* Европейской России. Как показано выше, этот вид нельзя отождествлять с кадоцератинами из Анабарского залива, поскольку их различие имеет надвидовой характер, а сходство является поверхностным. Поэтому здесь эти формы относятся к новому виду, который является индексом биогоризонта. По всей видимости, этот биогоризонт может коррелироваться с низами зоны *Subpatruus* Европейской России (как считают и сибирские специалисты), но представляется более удобным относить его к зоне *Anabarensis*, нежели к самостоятельной зоне. Аналогичные кадоцератины, вероятно преемственные *C. falsum*, найдены и в Европейской России (р. Унжа) в биогоризонте *tschernyschewi*.

Выделение зоны *Tschernyschewi* по другим видам, характерным для зоны *Subpatruus* Европейской России, в Северной Сибири так же представляется преждевременным. Все изображенные в публикациях кадоцератины из сибирских разрезов, относимые к различным видам *Cadochamousetia*, на наш взгляд, относятся к другим группам кадоцератин. В частности, формы, найденные в содыемыхинской свите на р. Анабар и обозначенные как *Cadochamousetia* aff. *subpatruus* (Nikitin) и *Cadoch. surensis* (Nikitin) (Князев и др., 2017) лишь в общих чертах напоминают кадошамузеттий Русской плиты и гораздо ближе к местной кадоцерасовой филолинии, сформировавшей "рондицерасовый" морфотип параллельно среднерусским кадоцератинам. Отсутствие последовательности кадоцератин на р. Анабар (обн. ОК/S2, *ibid.*) не позволяет достоверно

определить стратиграфическое положение данного комплекса, но по морфотипу эти формы гораздо ближе к кадоцератидам зоны Emelianzevi.

### Зона SUBPATRUUS Mitta, 1998 emend. Mitta, 2000

= *Cadochamousssetia subpatruus* (подзона зоны Gowerianus): Митта, Стародубцева, 1998.

= *Cadochamousssetia subpatruus* (подзона зоны Elatmae): Митта, 2000.

= *Cadochamousssetia subpatruus* (зона): Гуляев, 2005; 2009; 2011; 2015а,б.

**Категория.** Биостратон основной шкалы нижнего келловея Европейской России и аммонитовой шкалы Бореального (Арктического) стандарта.

**Вид-индекс.** *Cadochamousssetia subpatruus* (Nikitin, 1885) (лектотип: Nikitin, 1885, табл. 11(13), фиг. 58 - р. Сура, Нижегородская обл., нижний келловей).

**Объем.** 4 биогоризонта основной шкалы нижнего келловея Европейской России и Бореального (Арктического) стандарта (их описание здесь опускается):

*Cadochamousssetia tschernyschewi* Mitta, 1998 emend. Gulyaev, 1999 (см. в Гуляев, 2001; 2005, 2015);

*Cadochamousssetia surensis* Mitta, 1998 (см. в Митта, Стародубцева, 1998; Митта, 2000; Гуляев, 2001; 2005, 2015);

*Cadochamousssetia subpatruus* Mitta, 1998 (см. там же);

*Chamousssetia saratovense* Mitta, 1998. (см. в Митта, Стародубцева, 1998; Гуляев, 2001).

**Распространение.** Европейская Россия (Среднее и Верхнее Поволжье, бассейн р. Печоры), Северный Кавказ (Кабардино-Балкария), Северная Юра (Dietl, Gygi, 1998).

**Корреляция.** По положению соответствует подзонам Terebratus и Kamptus зоны Nervey Западной Европы.

### Зона KOENIGI Karitzky, 1887

**Категория.** Биостратон основной шкалы нижнего келловея Западной Европы и Европейской России.

**Вид-индекс.** *Proplanulites koenigi* (J. Sowerby, 1820) (лектотип: Sowerby, 1820, р. 113, pl. 263, fig. 3; Arkell, 1956, pl. 37, fig. 4 - Англия, Дорсет, Kellaways Clay Member, нижний келловей).

**Объем.** 3 подзоны основной шкалы нижнего келловея Западной Европы и Европейской России, выделенные по видам рода *Kepplerites* (описание см. в Page, 1988, 1989; Гуляев, 2005):

*Kepplerites gowerianus* Callomon et al., 1988 emend. Page, 1989;

*Keplerites curtilobus* Callomon et al., 1988 emend. Page, 1989;

*Keplerites galilaei* Callomon et al., 1988 emend. Page, 1989.

3 биогоризонта основной шкалы нижнего келловея Западной Европы и Европейской России:

*Keplerites gowerianus* Page, 1988;

*Keplerites curtilobus* Gulyaev, 1999, 2001 (с изменениями)

*Keplerites galilaeii* Page, 1988

**Распространение.** Западная и Центральная Европа (Англия, Франция, Германия, Юра, Польша), Европейская Россия (Среднее и Верхнее Поволжье, бассейн р. Сысолы, Окско-Донской водораздел), Центральная Украина, Северный Кавказ, Крым, Мангышлак, Восточная Гренландия.

### Зона TOLYPE Zakharov et al., 2005

= *Cadoceras nordenskjoeldi* (зона): Захаров и др., 1997; Репин, 2005; Репин и др., 2007а,б.

= *Cadoceras tolype* (зона, Zone): Захаров и др., 2005; Захаров, Рогов, 2008; Меледина и др., 2011; Шурыгин и др., 2011; Никитенко и др., 2013; Zakharov, Rogov, 2014.

= *Cadoceras emelianzevi* (зона): Сей и др., 2006.

**Категория.** Биостратон альтернативной шкалы нижнего келловея Европейской России и аммонитовой шкалы Бореального (Арктического) стандарта.

**Вид-индекс.** *Cadoceras (Cadoceras) tolype* Buckman, 1923 (голотип: Buckman 1923, табл. CDVI. Келловей Англии [Chippenham, Wiltshire]).

**Стратотип** выделяется только для биогоризонтов.

**Объем:** 3 биогоризонта: *Chamoussetia chamousseti*, *Cadoceras tolype*, *Cadoceras sokolovi*.

**Корреляция.** Соответствует зоне Koenigi Западной Европы и Европейской России и зоне Emelianzevi Северной Сибири.

### биогоризонт *chamousseti* Mittermeier, 1999

= *Chamoussetia chamousseti* (faunal horizon): Mittermeier, 1999

**Категория.** Биостратон альтернативной шкалы нижнего келловея Европейской России и аммонитовой шкалы Бореального (Арктического) стандарта.

**Вид-индекс** *Chamoussetia chamousseti* (Orbigny, 1847) (голотип: Orbigny, 1847, pl. 155; Callomon & Wright, 1989, text-fig. 3. Франция, деп. Савойя, Мон-дю-Ша; нижний келловей).

**Стратотип.** Слой 4 в разрезе у пос. Ужовка (по Mitta, 1999). Гипостратотип может быть выделен в слое 6 разреза у д. Бурдово (по Гуляев, 2015а).

**Аммониты.** **Центральная Россия:** вид-индекс, *Pseudocadoceras boreale* (Buckm.), *Kepplerites* (*Gowericeras*) *gowerianus* (Sowerby), *Toricellites approximatus* Buckman, *Proplanulites koenigi* (Sowerby), *P. capistratus* Buckman (по Гуляев, 2015а). **Англия** (по Page, 1988): вид-индекс, *Cadoceras* sp. nov. A., *Ps. boreale* (Buckm.), *Kepplerites* (*Gowericeras*) *metorchus*, *Toricellites approximatus* Buckman, *Proplanulites koenigi* (Sowerby), *Macrocephalites lophopleurus* (Buckman), *Homeoplanulites lobatus* (Buckman).

**Распространение.** Англия, Франция, Европейская Россия (Нижегородская обл., Рязанская обл., басс. р. Унжи, Сысолы и Печоры), Центральная Украина, Мангышлак.

**Корреляция.** Соответствует подзоне Gowerianus Европейской России, Англии, Франции и Германии.

#### биогоризонт *tolype* Callomon, Dietl, Page, 1988

= *Cadoceras tolype* (faunal horizon): Page, 1988; Callomon et al., 1988

= *Cadoceras tolype* (биогоризонт): Киселев, 2005

**Категория.** Биостратон альтернативной шкалы нижнего келловея Европейской России и аммонитовой шкалы Бореального (Арктического) стандарта.

**Вид-индекс** как и у зоны.

**Стратотип.** Слой 3а (Kellaways Sand Member) в разрезе Dairy Farm Pit, Ashton Keynes, Англия (Page, 1988).

**Аммониты.** **Англия** (по Page, 1988): вид-индекс, *Kepplerites* (*Gowericeras*) *indigestus* (Buckman) sensu Page, 1988, *Proplanulites ferruginosus* Buckman, *Chamoussetia hyperbolicus* (Leckenby); в **Центральная Россия:** вид-индекс, *Cadoceras laetum* Gulyaev, *C. confusum* Gulyaev, *Ch. hyperbolicus* (Leckenby), *Pseudocadoceras bellator* Kiselev, *Ps. agitabile* Kiselev, *K. (G.) curtilobus* (Buckm.), *Toricellites lahuseni* (Par. et Bon.), *Proplanulites ferruginosus* Buckm.

**Распространение.** Англия, Франция, Центральная Россия (Нижегородская обл. [Просек-Исады], басс. р. Унжи [Бурдово, Черменино, Илешево]).

**Корреляция.** Соответствует нижней части подзоны *Curtilobus* Европейской России и Англии. Биогоризонт приблизительно эквивалентен зоне *Cadoceras emelianzevi* Северной Сибири.

#### биогоризонт *sokolovi* Kiselev, 2005

= *Cadoceras sokolovi* (биогоризонт): Киселев, 2005

**Категория.** Биостратон альтернативной шкалы нижнего келловея Европейской России и аммонитовой шкалы Бореального (Арктического) стандарта.

**Вид-индекс.** *Cadoceras (Cadoceras) sokolovi* Kiselev (голотип: Киселев, 1997, табл. 1, фиг. 1, рис. 1. Нижний келловей, зона Koenigi разреза на р. Унже у с. Колохта).

**Стратотип.** Разрез у д. Черменино, слой 2/1, подзона *Curtilobus* (по Киселев, 2013). Гипостратотип: разрез у д. Бурдово, слой 7, нижние 2 м (по Гуляев, 2015а)

**Аммониты.** **Европейская Россия:** вид-индекс, *Chamoussetia hyperbolicus* (Leckenby), *Ch. buckmani* Call. et Wright, *Pseudocadoceras* aff. *whithami* Call. et Wright, *Keplerites (Gowericeras) curtilobus* (Buckm.), *K. (G.) trichophorus* (Buckm.), *Toricellites corticornutus* Buckm., *Proplanulites* spp. **Восточная Гренландия** (Callomon 1993): *C. (C.) sokolovi* Kiselev (= *Cadoceras coriniense* Callomon, 1993 [MS]), *Ch. cf. hyperbolicus* (Leckenby), *K. (G.) trichophorus* (Buckm.), *K. (G.) galilaei* (Opp.), *Toricellites* sp., *Proplanulites* spp.

**Распространение.** Англия, Франция, Центральная Россия (Нижегородская обл. [Просек-Исады], басс. р. Унжи [Бурдово, Черменино, Илешево, Знаменка, Макарьев]), Мангышлак, Восточная Гренландия.

**Корреляция.** В Европейской России отвечает преимущественно верхней части подзоны *Curtilobus* и нижней части зоны *Galilaei*; в Англии – преимущественно биогоризнту *trichophorus*; в Восточной Гренландии – фаунистическому горизонту 33-*phillipsi* и 34 - *galilaei* (Callomon 1993).

### Зона EMELIANZEVI Meledina, 1973

= *Cadoceras elatmae* (зона), pars: Сакс, 1962; Сакс и др., 1970.

= *Cadoceras emelianzevi* (зона): Меледина, 1973; 1976; 1977; 1987; 1991; 1994; Репин, 1999; Князев и др., 2002; 2006.

= *Cadoceras tolyre* (зона): Князев и др., 2007; 2009а,б,в; 2010; 2020; Шурыгин и др., 2011; Никитенко и др., 2013.

**Категория.** Биостратон основной шкалы нижнего келловея Северной Сибири.

**Вид-индекс.** *Cadoceras (Cadoceras) emelianzevi* Voronetz (лектотип: Воронеж, 1962, табл. XVIII, фиг. 2а,б; табл. XXI, фиг. 1а,б; табл. XXII, фиг. 1). Нижний келловей западного берега Анабарского залива.

**Стратотип** предложен Князевым и др. (2010) на западном берегу Анабарского залива, обн. 4, горизонт конкреций в кровле слоя 4 для зоны *Tolyre*, которая рассматривается как эквивалентная зоне *Emelianzevi*.

**Объем:** единственный биогоризонт *Cadoceras emelianzevi*.

**Замечания.** Зона *Emelianzevi* около тридцати лет занимала стабильное положение в стандартной шкале нижнего келловоя Северной Сибири, и только в последнее время она была заменена на новую зону *Tolyre* из-за замены вида-индекса. Как указывают сибирские коллеги (Князев и др., 2010, с. 59), *C. tolype* и *C. emelianzevi* очень близки, "что может свидетельствовать о вероятном распространении последнего вида за пределами севера Сибири". В той же статье были изображены экземпляры, обозначенные как *C. tolype* (ibid., табл. 4, фиг. 1,2). Они характеризуются на средних оборотах необычным морфотипом, мало свойственным для типичных *C. tolype*, и, как показано выше, относятся к группе *Cadoceras* (*Eichwaldiceras*). С другой стороны, экземпляры, отнесённые этими авторами к *C. emelianzevi* (ibid., табл. 5, фиг. 1-3) в большей мере отвечают морфотипу брадиморфных разновидностей английских и среднерусских *C. tolype* (см. описание вида). По нашему мнению, изменение номенклатуры зоны преждевременно по нескольким причинам. Во-первых, диагностика обоих видов-индексов неустойчива и противоречива, поскольку различается у разных специалистов. В распоряжении автора недостаточно материала для качественной демаркации обоих видов, тем не менее, знакомство с выборкой *C. emelianzevi* из Анабарского залива (в колл. № 177, ГМ ИГАБМ СО РАН) привело к выводу, что вид нуждается в сравнительно-морфологическом изучении, без которого невозможна его качественная диагностика. В частности, предварительное сравнение морфогенезов среднерусских *C. tolype* и анабарских *C. emelianzevi* по параметрам умбилика и пропорциям поперечного сечения оборотов показало, что, несмотря на значительное сходство, они имеют несколько статистически подтверждаемых отличий (рис. 1.7.10). Поэтому, если принимать *C. emelianzevi* как самостоятельный вид, а не разновидность или хороподвид *C. tolype*, то выделение новой зоны *Tolyre* взамен ранее выделенной и эквивалентной ей зоны *Emelianzevi* не является валидным действием. Зона *Emelianzevi* имеет несомненный приоритет, и смена названия зоны без изменения номенклатуры вида-индекса не оправдано, поскольку приводит к нарушению стабильности стратиграфической номенклатуры.

**Распространение.** Преимущественно, в Северной Сибири (Анабарский залив, Большой Бегичев, Оленекский залив, низовья р. Лены). За ее пределами зона может быть установлена на Новой Земле, ЗФИ (по Репин, 2005; 2007), а также в Арктической Канаде.

**Корреляция.** Соответствует зоне *Koenigi* Западной Европы, Европейской России, Восточной Гренландии. Биогоризонт *emelianzevi* эквивалентен биогоризонтам *tolype* и *indigestus* Англии (по Callomon et al., 1988) и биогоризонту *curtilobus* Европейской части России.

### Зона CALLOVIENSE Opper, 1856

**Категория.** Биостратон основной шкалы нижнего келловея Западной Европы и Европейской России.

**Вид-индекс.** *Sigaloceras calloviense* (J. Sowerby, 1815) (лектотип: Arkell, 1933, pl. 36, fig. 5; Arkell, 1957, fig. 363. Kellaways Sand Member, Kellaways, Wiltshire (Англия), loc. 8b-c [по Page, 1988]).

**Объем.** 2 подзоны основной шкалы нижнего келловея Западной Европы и Европейской России: *Sigaloceras calloviense* Opper, 1856 (описание см. в Page, 1988, 1989; Митта, 2000; Гуляев, 2005); *Catasigaloceras enodatum* Brinkmann, 1929 emend. Callomon, 1955, 1964.

**Распространение.** Западная и Центральная Европа (Англия, Франция, Германия, Юра, Польша), Европейская Россия (Среднее и Верхнее Поволжье, бассейн р. Сысолы), Центральная Украина, Северный Кавказ, Крым, Мангышлак, Восточная Гренландия.

### Зона SUBLAEVE Callomon, 1984 emend. Knyazev et al., 2009

= *Cadoceras elatmae* (зона), pars: Сакс и др., 1962; 1970.  
= *Cadoceras emelianzevi* (зона) pars: Меледина, 1973; 1976; 1977; 1987; 1991; 1994; Князев и др., 2006.  
= *Sigaloceras calloviense* + *Cadoceras sublaeve* (Zone): Callomon, 1984b.  
= *Cadoceras sublaeve* (слои с...): Князев и др., 2009б,в; 2010; 2011; Шурыгин и др., 2011.  
= *Cadoceras sublaeve* (зона): Никитенко и др., 2013; Князев и др., 2020; Алифиоров и др., 2020.

**Категория.** Биостратон основной шкалы нижнего келловея Северной Сибири, альтернативной шкалы Англии и Европейской России и аммонитовой шкалы Бореального (Арктического) стандарта.

**Вид-индекс.** *Cadoceras (Cadoceras) sublaeve sublaeve* (Sowerby, 1821) (лектотип: Callomon, 1985, text-fig. 8, fig. N; Howarth, 2017, fig. 53a-d; в данной работе - **табл. 27, фиг. 1.** Англия, Wiltshire, Kellaways. Нижний келловей, Kellaways Sand Member).

**Стратотип** предложен Князевым и др. (2010) на о-ве Бол. Бегичев (обн. 503, слой 5, верхняя часть). Поскольку его инфразональный объем меньше, чем в типовой местности, предлагается его рассматривать как гипостратотип. Голостратотип может быть выделен в типовой местности (Англия), где прослеживается смена подвидов вида-индекса (по Page, 1988): река Эйвон (Avon) вблизи деревни Kellaways (разрез 6, слои 8 и 9 пачки Kellaways Sand).

**Объем:** В Северной Сибири - единственный биогоризонт *Cadoceras sublaeve sublaeve*, объем которого соответствует объему зоны. В Европейской России - один



биогоризонт альтернативной последовательности - *Cadoceras geerzense*. В Англии могут быть выделены два биогоризонта альтернативной шкалы, соответствующие последовательности подвидов вида-индекса зоны: *C. sublaeve sublaeve* (Sowerby) и *C. sublaeve rugosum* Spath (см. описание вида).

**Распространение.** Выделяется как зона основной шкалы только в Северной Сибири (Большой Бегичев, Оленекская протока, низовья р. Лены). Как зона альтернативной шкалы выделяется в Европейской России и Англии.

**Корреляция.** Соответствует зоне Calloviense Западной Европы, Европейской России и Восточной Гренландии.

### биогоризонт *sublaeve sublaeve*, nov.

**Вид-индекс** как и у зоны.

**Стратотип** соответствует гипостратотипу зоны и нижней части голостратотипа (по Page, 1988): река Эйвон (Avon) вблизи деревни Kellaways (разрез 6, слой 8 пачки Kellaways Sand).

**Аммониты.** Англия (по Page, 1988, 1989): вид-индекс, *Sigaloceras calloviense* (Sow.), *Gulielmina quinqueplicata* (Buckman), *Proplanulites* ex gr. *petrosus/crassicosta* Buckman, *Parapatoceras calloviense* (Morris), *Reineckeia britannica* Zeiss, ?*Homeoplanulites* sp., *Macrocephalites* sp.

**Северная Сибирь:** вид-индекс, *C.(C.) sublaeve declinatum* Voronetz, *C. (Protostenocadoceras) wosnessenskii* (Grew.) sensu Imlay, *C. (Paracadoceras) glabrum* Imlay part., *Phylloceras* sp.

**Распространение.** Выделяется только в Англии и Северной Сибири (Большой Бегичев, Оленекская протока, низовья р. Лены).

**Корреляция.** Эквивалент подзоны Calloviense и биогоризонта *calloviense* Западной Европы, Европейской России, фауны 35 - *calloviense* Восточной Гренландии и, вероятно, биогоризонта *septentrionale* Арктической Канады (по Callomon, 1984b).

### биогоризонт *sublaeve rugosum*, nov.

**Вид-индекс.** *Cadoceras (Cadoceras) sublaeve rugosum* Spath, 1932 (лектотип: Buckman, 1922, pl. 275, фиг. 1а,б; в данной работе - **табл. 27, фиг. 2а,б**. Англия, Wiltshire, Kellaways, разрез 8b-с [по Page, 1988]. Нижний келловей, Kellaways Sand Member). From the Kellaways Sand Member, Kellaways, Wiltshire

**Стратотип** соответствует гипостратотипу зоны и верхней части голостратотипа (по Page, 1988): река Эйвон (Avon) вблизи деревни Kellaways (разрез 6, слой 9 пачки Kellaways Sand).

**Аммониты** (по Page, 1988; Callomon et al., 1988): вид-индекс, *Sigaloceras micans* Buckman, *Proplanulites petrosus* Buckman.

**Распространение.** Известен только в Англии и Северной Сибири (Оленекская протока).

**Корреляция.** Эквивалент верхней части подзоны Calloviense и биогоризонта *micans* Западной Европы и Европейской России.

### биогоризонт *geerzense* Kiselev, 2005

= *Cadoceras "geerzense"* (биогоризонт): Киселев, 2005

**Категория.** Биостратон альтернативной шкалы нижнего келловея Европейской России и аммонитовой шкалы Бореального (Арктического) стандарта.

**Вид-индекс.** *Cadoceras (Cadoceras) geerzense* (Behrendsen, 1891) (лектотип: d'Orbigny, 1848, с. 468, т. 170, ф. 1, 2; Fischer, 1994, т. 58, ф. 2. Франция, нижний келловей, зона *Gracilis*).

**Стратотип.** Разрез на р. Унжа у д. Знаменка, слой 3 (по Keupp, Mitta, 2013).

**Аммониты.** **Европейская Россия:** вид-индекс, *Cadoceras postelatmae* (Sas.), *Pseudocadoceras sasonovi* Kiselev, *Sigaloceras calloviense* (Sow.), *S. micans* Buckm., *Gulielmina quinqueplicata* Buckm., *Proplanulites (Crassiplanulites) sp.*; **Англия** (по Callomon et al., 1988, Page 1988, 1989): вид-индекс (= *C. tcheffkini* Spath non Nikitin - Page, 1988, pl. 18, fig. 10-13), *K. (G.) galilaeii* (Opp.), *Proplanulites aff. petrosus* Buckman, *Parapatoceras distans* (Vaugier and Sauze), *Macrocephalites sp.*

**Распространение.** Англия, Франция, Центральная Россия (басс. р. Унжи [Черменино, Знаменка, Мантурово]).

**Корреляция.** Соответствует подзоне Galilaei и зоне Calloviense России и Англии, в Восточной Гренландии - фаунистическому горизонту 35. *Sigaloceras calloviense* (Callomon 1993).

### Подзона ENODATUM Brinkmann, 1929 emend. Callomon, 1955, 1964

= *Kosmoceras enodatum* (zone [Jason]): Brinkmann, 1929  
= *Cosmoceras calloviensis* - *Cosmoceras enodatus* (Zone), pars: Kuhn, 1938  
= *Kepplerites enodatum* и *Cadoceras milashevici* (зона): Сазонов, 1953  
= *Sigaloceras planicerclus* (Subzone [Calloviense]): Callomon, 1955  
= *Cadoceras milashevici* и *Kosmoceras jason* (зона), pars. Сазонов, 1957  
= *Kosmoceras enodatum* (sous-zone, подзона [Jason]): Tintant, 1963; Tintant, Thierry, 1967; Mangold, 1967; Elmi, 1967; Cariou et al., 1967; Меледина, 1984, 1986; Киселев, 2001

= *Sigaloceras enodatum* (Subzone, подзона [Calloviense]): Callomon, 1964, 1968; Cave, Cox, 1975; Cope et al., 1980; Callomon et al., 1988, 1989; Page, 1988; 1989; Callomon, Wright, 1989; Mönnig, 1993, 1995; Репин, Рашван, 1996; Cariou et al., 1997; Митта, Стародубцева, 1998; Митта, 2000; Гуляев, 2001; Dietl et al., 2012; Dietl, Mönnig, 2016

= *Kosmoceras enodatum* (sous-zone [Calloviense]): Cariou et al., 1971

= "*Kosmoceras*" *enodatum* (подзона [Calloviense]): Меледина, 1986

= *Catasigaloceras enodatum* (подзона [Calloviense]): Гуляев, 2005; Гуляев, Ипполитов, 2013.

**Категория.** Биостратон основной шкалы нижнего келловея Западной Европы и Европейской России.

**Вид-индекс.** *Catasigaloceras enodatum* (Nikitin, 1881) (лектотип: Nikitin, 1881, табл. 10(3), фиг. 12.; Tintant, 1963, pl. 24, fig. 1; Митта, 2000, табл. 69, фиг. 1. Елатьма, нижний келловей).

**Номенклатура.** На Русской платформе зона выделялась в основании среднего келловея в Рязанской области Н.Т. Сазоновым (как зона *Keplerites enodatum* и *Cadoceras milashevici* [Сазонов, 1953]), однако позднее (Сазонов, 1957) была заменена другой (зона *Cadoceras milashevici* и *Kosmoceras jason*) самим же автором. В Англии зона *Kosmoceras enodatum* первоначально была выделена в разрезе под Питерборо Р.Бринкманном (Brinkmann, 1929) только как зона распространения вида. В ранге подзоны зоны Calloviense зона Enodatum была выделена в Англии в разрезе под South Cave, Йоркшир (Callomon, 1955, 1964). После выделения в зоне 3-х биогоризонтов (Callomon et al., 1988) разрез под Саут Кэйв стал рассматриваться как стратотип только одного биогоризонта - *enodatum* β. Нижняя граница зоны проходит в самой верхней части Kellaways Sand Member, в основании раковинного слоя ("oyster band") под South Newbald Quarry [Page, 1989].

**Объем:** 4 биогоризонта: *fracidus*, *enodatum crispatum*, *enodatum enodatum*, *enodatum aeeta*. В Англии установлены биогоризонты *enodatum* α, *enodatum* β, *difficilis*, *enodatum* γ (Callomon et al., 1988). В России инфразональное деление зоны Enodatum предложил В.В. Митта - горизонты *pagei*, *enodatum*, "*enodatum* γ" (Митта, Стародубцева, 1998, Митта, 2000). Позднее Киселевым (2001) было предложено изменить принцип наименования биогоризонтов нелиннеевскими символами, в результате чего названия английских горизонтов *enodatum* β и *enodatum* γ были изменены на *enodatum crispatum* и *enodatum enodatum*. Это решение обусловлено следующими причинами:

1) *Невалидность видов-индексов.* Хроновариации, обозначаемые буквами греческого алфавита, согласно практике, введенной Калломоном (Callomon, 1985), являются инфраподвидовыми таксонами, к которым не применимо ни одно положение МКЗН (1988) (ст. 1(b)(5)). Используемые обозначения являются нелиннеевскими символами, что делает данные названия не пригодными, а таксоны, соответственно, не

валидными. Поэтому и названия упомянутых горизонтов, хотя и достаточно часто употребляемые, валидными не являются [Стратиграфический кодекс, 1992, (статья XII.5)]. Дж. Калломон, разумеется, сознательно предложил методику наименования хроноподвидов вопреки правилам МКЗН, поскольку последние, по его словам (с. 57, не дословно), разработаны для «морфологической систематики», которая больше учитывает различия между особями в линии внутривидовой изменчивости, чем между географическими подвидами и хроноподвидами и, тем более, хроновариациями. Калломон предлагал принципиально изменить МКЗН, началом чего и могла бы явиться его, возможно полезная, инициатива маркировки хроноподвидов. Однако после внесения этого предложения соответствующие изменения в МКЗН так и не произошли и, вероятно, не произойдут еще долго. Поэтому необходимо упразднение стратонов, индексы которых маркированы нелиннеевскими символами.

2) *Неудобство в использовании.* Практика использования нелиннеевских символов для обозначения стабильных таксонов показывает, что под одним и тем же названием могут быть охарактеризованы различные виды, являющиеся диахронными, что порождает путаницу. Греческие буквы, как символы хроноподвидов, характеризуют, в первую очередь, порядок появления, но не таксономическую принадлежность. Морфа  $\alpha$  символизирует *первый* самый ранний вариант известного вида безотносительно к его таксономическому положению. Поэтому под символом “ $\alpha$ ” в разных регионах могут быть обозначены самые ранние в регионе разновидности вида, на самом деле диахронные. То же касается морфы  $\beta$ , располагаемой между морфами  $\alpha$  и  $\gamma$ . Поэтому достаточно обнаружить в разрезе последовательность из трех разновидностей, чтобы средняя из них была обозначена  $\beta$ , при базальной  $\alpha$ , а терминальной -  $\gamma$ . При таком подходе с неизбежностью может возникнуть набор диахронных  $\alpha_1, \alpha_2 - \alpha_n, \beta_1, \beta_2 - \beta_n, \gamma_1, \gamma_2 - \gamma_n$ .

Например, по К.Н.Пэйджу (Page, 1991), индексом горизонта *enodatum*  $\gamma$  является *Gulielmiceras anterior* Brink. - микроконховый вид. В связи с этим В.В.Митта (Митта, Стародубцева, 1998; Митта, 2000) справедливо предлагает изменить вид-индекс на макроконховый, поскольку все виды-индексы келловейских космоцератид являются макроконхами. Однако изображенные им образцы “*Sigaloceras (Catasigaloceras) enodatum (Nik.) morpha \gamma*” (Митта, 2000, т. 70, ф. 8,9) имеют плохую сохранность и не описаны, а их соответствие английскому биогоризонту *enodatum*  $\gamma$  также вызывает сомнения. Также, согласно изложенным ниже данным, лектотип *Catasigaloceras enodatum* Nikitin более соответствует, по мнению автора, английской морфе  $\gamma$ , нежели  $\beta$  (у английских авторов

мнение противоположное). Очевидно, что дальнейшее использование названия “*enodatum* γ” не оправдано для обозначения любых терминальных вариаций *Cat. enodatum*.

**Распространение.** Европейская Россия, Северный Кавказ, Англия, Франция, Германия, Швейцария, Польша, Казахстан (Мангышлак, Туаркыр).

### **биогоризонт *fracidus* Buckman, 1921 emend. Kiselev, 2001**

= *Proplanulites fracidus* (hemera): Buckman, 1921.

= *Proplanulites fracidus* (биогоризонт, biohorizon): Киселев, 2001; Kiselev, Rogov, 2018.

= *Proplanulites cracoviensis* (биогоризонт): Гуляев, 2005; Гуляев, 2015; Гуляев, Ипполитов, 2013.

**Категория.** Биостратон основной шкалы нижнего келловея Европейской России.

**Вид-индекс.** *Proplanulites fracidus* Buckman, 1921 (голотип: Buckman, 1921, pl. DVII, Chippenham, Англия). После установления биогоризонта *fracidus* в Центральной России Д.Б. Гуляев предложил рассматривать в качестве его вида-индекса *Proplanulites cracoviensis* Tornquist, 1894, полагая, что *P. fracidus* является его младшим синонимом. Этот выбор представляется неудовлетворительным, поскольку тип *Pr. cracoviensis*, который Торнквист (Tornquist, 1894, p. 558) выбрал из экземпляров *Pr. koenigi*, изображенных в работе Л. Тайсайра (Teisseyre, 1889, tab. 4, fig. 1, 2), кардинально отличается от типа *Pr. fracidus* по комплексу признаков (в первую очередь сильной выраженностью ребер), по которым он мало отличается от пропланулитов зоны Koenigi. Также, все экземпляры пропланулитов Тайсайра, включая тип *Pr. cracoviensis*, происходят из конденсированного горизонта "балинских оолитов", поэтому их принадлежность к какой либо зоне всегда остается под вопросом.

**Стратотип.** Первоначально выделен в Англии в верхней части (near top) песков и песчаников Kellaways rocks в районе Уилтшир (Англия) С.С. Бакмэном (Buckman, 1921). Для Европейской России стратотип предложен Д.Б. Гуляевым: сл.7, интервал 3-4,5 м выше подошвы (песок с линзами песчаника) в разрезе на правом берегу р. Унжи у с. Бурдово (Костромская обл., Кологривский р-н).

**Местонахождения.** 1) Макарьев, р. Унжа (слой 3а); 2) Бурдово, р. Унжа (слой 7, интервал 3-4,5 м выше подошвы), Никитино, р. Ока. (конкреции в конденсированном слое).

**Аммониты.** *Proplanulites fracidus* Buckm., "*Proplanulites*" *rogovi* Gulyaev, *Catasigaloceras* cf. *crispatum* (Buckm.), *Cadoceras* (*Cadoceras*) *tscheffkini* (Orb.), *C. (Eichwaldiceras)* sp., *Pseudocadoceras sasonovi* Kiselev, *Grossouvria* ex gr. *nikitinoensis* (Sas.), *Okaites* ex gr. *popilanicus* (Krenkel).

**Распространение.** Центральная Россия, Англия.

**Замечания.** Базальным подразделением подзоны *Enodatum* английской шкалы является биогоризонт *Sigaloceras enodatum*  $\alpha$  (Callomon et al., 1988). На Русской платформе выделен условно (по конденсированным отложениям) его одновозрастный аналог горизонт *Sigaloceras pagei* (Митта, Стародубцева, 1998; Митта, 2000). Горизонт *fracidus* также является базальным подразделением подзоны *Enodatum*, однако его корреляция с вышеуказанными стратонами в настоящий момент затруднительна, т.к. сохранность *Catasigaloceras* из этого интервала не позволяют определить их с полной достоверностью. Данный биостратон выделен по наличию и обилию пропланулитин, которые (в макарьевском разрезе) не встречены выше этого интервала. Пропланулитины в подзоне *Enodatum* также найдены в разрезе у с. Никитино (Гуляев, 2001), наряду с *Cat. enodatum crispatum* (Buckm.), однако конденсированность слоев этого возраста не позволяет точно привязать находки пропланулитин к последовательности космоцератид. В Англии *Proplanulites* также отмечаются в основании подзоны *Enodatum* (Cave, Cox, 1975).

#### биогоризонт *enodatum crispatum* (Callomon et al., 1988)

- = *Sigaloceras enodatum*  $\beta$  (faunal horizon): Callomon, Dietl, Page, 1988; Page, 1988; Mönnig, 2017
- = *Sigaloceras enodatum* (фаунистический горизонт): Митта, Стародубцева, 1998; Митта, 2000.
- = *Kosmoceras enodatum crispatum* (биогоризонт, biohorizon): Киселев, 2001; Kiselev, Rogov, 2018.
- = *Catasigaloceras enodatum planicerclus* (биогоризонт): Гуляев, 2005; Гуляев, Ипполитов, 2013.
- = *Sigaloceras enodatum*  $\beta$  (biohorizonte): Mönnig et al., 2018

**Категория.** Биостратон основной шкалы нижнего келловоя Европейской России и Западной Европы.

**Вид-индекс.** *Kosmoceras (Catasigaloceras) enodatum crispatum* (Buckm.) (= *Cat. curvicerclus* Buckm.) (голотип: Buckman, 1923, V, табл. CDXXXIV. Cave Rock Member, South Cave, Англия). Замена обозначения биогоризонта *enodatum*  $\beta$  на *enodatum crispatum* предложена в [Киселев, 2001] (причины рассмотрены выше, в разделе “объем” при описании зоны, а также в разделе “примечания” при описании биогоризонта *enodatum enodatum*).

**Стратотип.** South Cave Station Quarry, Хамберсайд, Англия; верхняя треть пачки Cave Rock (соответствующие слоям 9, 10 разреза под South Newbold Quarry [по Page, 1988, 1989]).

**Местонахождения.** 1) Макарьев, р. Унжа (слой 3б); 2) Никитино, р. Ока (конкреции в конденсированном слое); 3) Алпатьево, р. Ока (слои 2, 3); 4) с. Черменино (предположительно).

**Аммониты:** вид-индекс, *Catasigaloceras planicerclus* (Buckm.), *Gulielmiceras (Spinikosmoceras) cf. distans* (Tint.), *G. (Gulielmiceras) anterior* Brink., *Cadoceras*

(*Cadoceras*) *tscheffkini* (Orb.), *C.(C.) proniense* (Sas.), *Pseudocadoceras sasonovi* Kiselev, *Ps. homoeomorphum* Kiselev, *Indosphinctes mutatus* (Traut.) var. a., *Subgrossouvria evoluta* (Neum.), *Anaplanulites difficilis* Buckm., *Grossouvria nikitinoensis* (Sasonov), *Okaites ex gr. popilanicus* (Krenkel).

**Корреляция.** Эквивалент фаунистического подгоризонта XVIIIb *S. enodatum* β, выделенного в составе одноименного горизонта в Англии Кэлломоном, Дитлом и Пэйджем (Callomon et al., 1988). Корреляция проводится по присутствию *Cat. crispatum* (Buckm.) и *H.(A.) difficilis* (Buckm.), голотипы которых происходят из типового разреза горизонта *enodatum* β (South Cave, Англия).

### биогоризонт *enodatum enodatum* (Callomon et al., 1988)

- = *Sigaloceras enodatum* γ (faunal horizon): Callomon, Dietl, Page, 1988; Page, 1988; Mönnig, 2017
- = *Kosmoceras enodatum enodatum* (биогоризонт, biohorizon): Киселев, 2001.
- = *Catasigaloceras enodatum enodatum* (биогоризонт, biohorizon): Гуляев, 2005; Гуляев, Ипполитов, 2013; Kiselev, Rogov, 2018.
- = *Sigaloceras enodatum* γ (biohorizonte): Mönnig et al., 2018

**Категория.** Биостратон основной шкалы нижнего келловея Европейской России и Западной Европы.

**Вид-индекс.** Тот же, что и для зоны в целом.

**Номенклатура.** Горизонт выделен в Англии Кэлломоном, Дитлом, Пэйджем под названием *enodatum* γ в основании разреза (0-20 см) под Питерборо, Кэмбриджшир. В связи с тем, что голотип вида соответствует морфе γ (а не морфе β, [см. рубрику “объем” при описании зоны]), горизонт переименован автором (Киселев, 2001) в *enodatum enodatum*.

**Местонахождения.** 1) р.Ока, г.Елатьма (слой 4); 2) р.Унжа у г. Макарьев (предположительно слой 3в); 3) с.Черменино (предположительно); 4) р.Ока, д. Алпатьево (предположительно).

**Аммониты:** вид-индекс, *Catasigaloceras planicerclus* (Buckm.), *Gulielmiceras* (*Gulielmiceras*) *anterior* (Brink.), *G.(G.) intronodulatum* Bucm., *G. (Spinikosmoceras) cf. distans* (Tint.), *Cadoceras (Rondiceras) milashevici* (Nik.), *C.(Paracadoceras) glabrum* Imlay partim, *C.(Paracadoceras) recidivum* Kiselev, *C. (Eichwaldiceras) aff. carinatiforme* Kiselev, *Pseudocadoceras homoeomorphum* Kiselev, *Ps.(Novocadoceras) suraense* (Sas.), *Indosphinctes mutatus* (Traut.) var. b, *Subgrossouvria recuperoi* (Gemmellaro), *Anaplanulites submutatus* (Nik.), *Grossouvria nikitinoensis* Sas., *Okaites ex gr. popilanicus* (Krenkel).

**Примечание.** Авторы горизонта *enodatum* β (Callomon et al., 1988, p. 363) отмечают, что типичные *Cat. enodatum* (обозначенные как морфа β), к которым относится и

лектотип вида, встречаются в типовом разрезе горизонта *enodatum* β в South Cave, откуда происходит и голотип *Cat. crispatum*. Принято считать, что обе формы являются изохронными разновидностями одного вида или синонимами. Между тем, в разрезах Центральной России (в первую очередь у г. Елатьмы, откуда происходит лектотип *Cat. enodatum enodatum*) эти виды ни разу не встречены вместе (в неконденсированных отложениях). Несмотря на морфологическую близость, они четко отличаются друг от друга по особенностям скульптуры на взрослых оборотах. У *Cat. enodatum crispatum* ребристость более грубая; ветвление пучковидное: вторичные ребра отходят от первичного ребра из одной точки. Более молодой вид *Cat. enodatum enodatum* отличается от *Cat. enodatum crispatum* всегда очень тонкой сглаженной скульптурой и принципиально иным типом ветвления: вторичные ребра отходят не из одной точки, а ответвляются от главного ребра (чаще в нижней половине высоты оборота), имитируя различные типы перисфинктоидного ветвления вплоть до виргатового. Это делает скульптуру более изящной и создает ложное впечатление наличия третичных ребер. Изучение изменчивости *Cat. enodatum crispatum* показало, что даже представители подвида с самыми тонкорребристыми раковинами не имеют подобного ветвления. Ребристость раковины у *Cat. enodatum crispatum* относится к тому же типу, что и у *Sigaloceras*, т.е. носит унаследованный характер. Поэтому экземпляры из Саут Кэйв, описанные как *Cat. enodatum*, вероятно, следует рассматривать как разновидности *Cat. enodatum crispatum* с тонкорребристыми раковинами.

Видовой состав аммонитовых комплексов из разрезов Саут Кэйв и Елатьмы (слой 4) существенно отличается набором перисфинктид. В первом присутствует *Anaplanulites difficilis* Buckm. (отсюда происходит голотип вида), во втором - эволюционно близкий, вероятно потомковый, *H.(A.) submutatus* (Nik.). В Макарьевском разрезе эти виды не встречаются вместе и находятся на разных уровнях.

Существенное таксономическое различие состава, установленное среди космоцератид, перисфинктид и других аммонитовых групп в горизонтах *enodatum* β и *enodatum enodatum*, доказывает их диахронность. Первому эквивалентен горизонт *enodatum crispatum*, в котором также отсутствует *Cat. enodatum enodatum* (см. выше). Настоящие *Cat. enodatum enodatum* в английских разрезах происходят из типового разреза горизонта *enodatum* γ под Питерборо в интервале 0-20 см Oxford Clay (Callomon et al., 1988). Их изображение приведено Р. Бринкманном в табл. 1, фиг. 2 (Brinkmann, 1929), а также К.Н. Пэйджем (Page, 1988, табл. 16, фиг. 10; 1991, табл. 15, фиг. 2). Эти формы, в отличие от *Cat. enodatum crispatum* из Саут Кэйв, обладают вышеописанным стилем ребристости, характерным для *Cat. enodatum enodatum* из разреза Елатьма.



Последовательность видов *Cat. enodatum crispatum* - *Cat. enodatum enodatum* прослеживается в том же разрезе Питерборо, где первый вид встречается в верхах формации Kellaways Sand (Page, 1991, табл. 15, фиг. 1).

**Корреляция.** Эквивалент фаунистического горизонта XVIII *Sigaloceras enodatum* γ Англии и *Hecticoceras parallelum* Южной Германии (Dietl, Monnig, 2016).

### биогоризонт *enodatum aeeta* Kiselev, 2001

= *Kosmoceras enodatum aeeta* (биогоризонт, biohorizon): Киселев, 2001.

= *Catasigaloceras enodatum aeeta* (биогоризонт): Гуляев, 2005; Гуляев, Ипполитов, 2013; Kiselev, Rogov, 2018

**Категория.** Биостратон основной шкалы нижнего келловей Европейской России и Центральной Украины.

**Стратотип.** Слой 5 в разрезе у г. Елатьма, р. Ока (Рязанская обл.).

**Вид-индекс.** *Catasigaloceras enodatum aeeta* Kiselev, 2001 (голотип: Киселев, 2001, табл. 1, фиг. 4-6. Нижний келловей, биогоризонт *enodatum aeeta* в разрезе у г. Елатьма)

**Местонахождения.** 1) стратотип; 2) с. Алпатьево, р. Ока, (слой 4); 3) район Каневских дислокаций (Гуляев, Ипполитов, 2013). 4) Саратов (ibid.).

**Аммониты.** Вид-индекс, *Cat. pingue* (Lominadze et Sakharov), *Gulielmiceras* (*Gulielmiceras*) *anterior* (Brink.), *Cadoceras* (*Rondiceras*) *milashevici* (Nik.), *Ps. homoeomorphum* Kiselev, *Ps. cf. cuneatum* Sas., *Indosphinctes mutatus* (Traut.) var. b, *Choffatia* cf. *sacuntala* Spath, *Subgrossouvria* cf. *evoluta* (Neum.), *Anaplanulites submutatus* (Nik.), *Grossouvria nikitinoensis* (Sas.), *G. variabilis* (Lah.).

**Корреляция.** Биогоризонт *enodatum aeeta* является терминальным подразделением зоны Enodatum. В английской подзоне Enodatum таким подразделением является горизонт XVIII, обозначенный как *S. enodatum* γ. Выше было показано, что биогоризонт *enodatum* γ является аналогом биогоризонта *enodatum enodatum*. В связи с этим корреляция горизонта *enodatum aeeta* с английской шкалой вызывает трудности. Эквивалентный интервал в стандартной шкале должен находиться между горизонтами *enodatum* γ и *medea* α, поскольку подвид *Cat. enodatum aeeta* является переходным звеном между видами *Cat. enodatum* и *Kosmoceras medea*. Установление этого уровня осложняется тем, что стратотипы указанных стандартных горизонтов происходят из разных разрезов: Питерборо (0-20 см - горизонт *enodatum* γ) и Кидлингтон (слои 11, 12 - *medea* α) (Callomon et al., 1988, table 1). Можно предположить, что в разрезе Кидлингтона биогоризонту *enodatum aeeta* соответствуют слои 9, 10, в низах подзоны Medea (подзона объемлет слои 9-14) (Callomon, 1964). Эти слои почему-то не были включены в горизонт *medea* α, в

результате чего образовалась лагуна в основании подзоны Medea, которая по положению соответствует биогоризонту *enodatum aeeta*. Для более точной корреляции желательно изучение *Kosmoceras* из слоев 9, 10 разреза Кидлингтон, поскольку в литературе их изображения отсутствуют.

Сопоставление биогоризонта *enodatum aeeta* с горизонтом *Sigaloceras* “*enodatum* γ”, условно выделенного В.В.Митта (Митта, Стародубцева, 1998, Митта, 2000) для Русской платформы, вызывает сомнения, т.к. последний недостаточно обоснован палеонтологически.

По положению биогоризонт *enodatum aeeta* может сопоставляться с фаунистическим горизонтом *incisum* Южной Германии (Dietl, Monnig, 2016).

### Зона MILASCHEVICI Nikitin, 1881

- = *Stephanoceras milaschevici* (ярус), pars: Никитин, 1881.
- = *Cadoceras milaschevici* (горизонт): Никитин, 1884.
- = *Cadoceras milaschevici* и *Cosmoceras jason* (зона): Сазонов, 1957, 1961.
- = *Kosmoceras jason* и *Cadoceras milaschevici* (Zone): Sazonov, 1962.
- = *Cadoceras milaschevici* (Zone, зона): Arkell, 1941; Sachs, 1962; Биджиев, 1965; Сакс и др., 1970; Захаров и др., 2005; Zakharov, Rogov, 2014; Князев и др., 1973.
- = *Stenocadoceras? milaschevici* (Zone): Callomon, 1984b.
- = *Rondiceras milaschevici* и *Erymnoceras* sp. (слои с...), pars: Меледина, 1973; 1976; 1977; 1994; Захаров и др., 1997.
- = *Rondiceras milaschevici* (зона): Князев и др., 2002; Репин, 1999; 2005; 2007; Репин и др., 2006; Алифиров и др., 2017.
- = *Rondiceras* sp. ind. (слои с...): Князев и др., 2009б; 2010.
- = *Cadoceras wosnessenskii*, *Cadoceras postelatmae* (зона): Никитенко и др., 2013.
- = *Rondiceras milaschevici*, *Protolongaeviceras arcticoides* (зона): Князев и др., 2020.
- = *Rondiceras milaschevici* и *C. ex gr. durum* (слои с...): Князев и др., 2009б,в; 2010; 2011.
- = *Cadoceras durum* (зона): Никитенко и др., 2013; Князев и др., 2020; Алифиров, Князев, 2020.

**Категория.** Биостратон основной шкалы нижнего-среднего келловея Северной Сибири, Земли Франца-Иосифа; альтернативной шкалы келловея Европейской России и аммонитовой шкалы Бореального (Арктического) стандарта.

**Вид-индекс.** *Cadoceras (Rondiceras) milaschevici* (Nik.) (лектотип: Никитин, 1881, табл. VII (III), фиг. 25; Сазонов, 1957, табл. VIII, фиг. 2; Киселев, 2012, табл. 28, фиг. 3,4. ЦНИГР Музей № 60/1369. Средний келловей у д. Болобаново, Рыбинского района Ярославской обл.).

**Стратотип.** В Европейской России, где была изначально выделена зона, зональное и (или) подзональное деление большей части келловея производится по космоцератидам, поэтому сохранение зоны *Milaschevici* в зональной шкале этого региона не имеет практического значения. Наоборот, в Северной Сибири ее установление актуально и требует номенклатурного оформления на местном материале. В первом описании этой зоны в Северной Сибири В.Н. Саксом (Sachs, 1962) был указан единственный разрез о-ве

Бол. Бегичев. В настоящее время этот разрез (обн. 503, слои 6 и 7, по Князев и др., 2010; Никитенко и др., 2013) является лучшим в регионе, поскольку характеризуется двумя аммонитовыми комплексами, на основе которых можно проводить инфразональное деление и устанавливать подъярусную границу.

**Объем:** в Северной Сибири два биогоризонта нижнего-среднего келловея основной шкалы: *Cadoceras* ex gr. *durum* и *Cadoceras arcticoides*. В Арктической Канаде, где может быть установлена зона - один биогоризонт: *Cadoceras milashevici pura*. В Европейской России 4 биогоризонта альтернативной шкалы *C. tscheffkini*, *C. milashevici khudyaevi*, *C. milashevici milashevici* и *C. milashevici pura*.

**Замечания.** В настоящее время в зональной шкале Северной Сибири вместо зоны *Milashevici* принято выделять две зоны - *Cadoceras durum* (нижняя) и, в новейшем варианте - *Rondiceras milashevici*, *Protolongaeviceras arcticoides* (верхняя) (Князев и др., 2020). Такое двойное деление сибирскими авторами используется достаточно давно (Князев и др., 2009б,в; 2010; 2011 и др.), однако номенклатура выделенных зон или слоев с фауной до сих пор крайне неустойчива (**табл. 2.5.1**). Их неустойчивость, вероятно, связана с тем, что выбираемые виды-индексы этих двух биостратонов встречаются редко и характерны для одного-двух обнажений, что препятствует решению задач внутрирегиональной увязки разрезов. Для выделения зон такие виды непрактичны. Единственным стабильным, хорошо определяемым и широко распространенным в Панбореальной надобласти видом кадоцератин в данном интервале является *Cadoceras milashevici*, поэтому его использование как вида-индекса нисколько не потеряло своей актуальности. Он является прекрасным репером для корреляции арктических и суббореальных шкал, несмотря на то, что не позволяет установить границу нижнего и среднего келловея, поскольку распространен как в верхах нижнего, так и в низах среднего келловея. Для определения этой границы могут быть использованы инфразональные подразделения, видами-индексами которых являются кадоцератины, используемые в настоящее время сибирскими специалистами для выделения зон (**рис. 2.5.4**).

**Распространение.** В составе основной шкалы зона установлена в Северной Сибири (Большой Бегичев, Восточный Таймыр [р. Чернохребетная], Оленекская протока и, возможно, низовья р. Лены [Атыркан]), Земле Франца-Иосифа (Репин, 1999), бассейне р. Печоры (Репин, 2005; 2006; 2007). В составе альтернативной шкалы зона выделена в Европейской России, но теоретически, по виду-индексу, может быть установлена в Восточной Гренландии, Новой Земле и Арктической Канаде.

**Корреляция.** В Европейской России и Западной Европе соответствует большей части подзоны Enodatum и зоне Jason; в Восточной Гренландии биогоризонту *Kosmoceras* cf./aff. *jason* (по Callomon, 1993).

### биогоризонт *tscheffkini* Kiselev, 2005

= *Cadoceras tscheffkini* (биогоризонт): Киселев, 2005, 2006

**Категория.** Биостратон альтернативной шкалы нижнего келловей Европейской России.

**Стратотип.** Разрез на р. Унжа у г. Макарьев, слой 3 (индексация слоев по Киселев, 2001).

**Вид-индекс.** *Cadoceras (Cadoceras) tscheffkini* (Orb.) (лектотип: Orbigny, 1845, pl. 35, fig. 13, 14; Douville, 1911, p. 214, ф. С, С<sup>а</sup>. Келловей, Рязанская обл., вероятно окрестности д. Никитино и Чевкино).

**Местонахождения.** 1) г. Макарьев, р. Унжа (слой 3); 2) д. Никитино, р. Ока (конкреции в конденсированном слое); 3) с. Вотча р. Сысола, слой 3.

**Аммониты.** *Cadoceras (Cadoceras) tscheffkini* (Orb.), *C. (Eichwaldiceras) spp.*, *Pseudocadoceras sasonovi* Kiselev, *Proplanulites fracidus* Buckm., *P. rogoi* Gulyaev, *Catasigaloceras enodatum crispatum* Buckm., *Gulielmiceras (Spinikosmoceras) cf. distans* (Tint.), *Gul. (Gulielmiceras) anterior* Brink., *Indosphinctes mutatus* (Traut.) var. a., *Subgrossouvria evoluta* (Neum.), *Anaplanulites difficilis* Buckm., *Grossouvria nikitinoensis* (Sasonov), *Okaites* ex gr. *popilanicus* (Krenkel).

**Распространение.** Европейская Россия: бассейн р. Сысола, Рязанская, Костромская, Брянская, области; Англия: South Cave.

**Корреляция.** Соответствует нижней части зоны Enodatum в объеме биогоризонтов *fracidus* и *enodatum crispatum* Центральной России.

### биогоризонт *milashevici khudyaevi* Kiselev, 2005

= *Cadoceras milashevici khudyaevi* (биогоризонт): Киселев, 2005, 2006

**Категория.** Биостратон альтернативной шкалы нижнего келловей Европейской России.

**Стратотип.** Разрез на р. Сысола у с. Вотча (1) в слое 4 (по [Киселев, 2006]).

**Вид-индекс.** *Cadoceras (Rondiceras) milashevici khudyaevi* Kiselev, 2006 (голотип: Киселев, 2006, табл. 1, фиг. 1,2. С. Вотча (1), слой 4. Средний келловей, зона Enodatum, биогоризонт *milashevici khudyaevi*).

**Местонахождения.** 1) с. Вотча (1), р. Сысола, слой 4; 2) г. Елатьма, р. Ока, слой 4 (по Киселев, 2001); 3) д. Никитино, р. Ока (конкреции в конденсированном слое); 4) д. Черменино, р. Унжа (слои 3/1-3/3, по [Киселев, 2013]).

**Аммониты.** Подвид-индекс, *Pseudocadoceras homoeomorphum* Kiselev, *Ps. (Novocadoceras) suraense* (Sas.), *Catasigaloceras enodatum enodatum* Nik., *K. (C.) planicerclus* (Buckm.), *Gulielmiceras (Gulielmiceras) anterior* (Brink.), *Gul. (Gul.) intronodulatum* Bucm., *Gul. (Spinikosmoceras) cf. distans* (Tint.), *Indosphinctes mutatus* (Traut.) var. b, *Subgrossouvria recuperoi* (Gemmellaro), *Homoeoplanulites (Anaplanulites) submutatus* (Nik.), *Grossouvria nikitinoensis* (Sas.), *Okaites ex gr. popilanicus* (Krenkel).

**Распространение.** Европейская Россия: бассейн р. Сысолы, Рязанская обл., бассейн р. Ижмы; Англия Северная Сибирь: в. Таймыр, о. Бегичев – (предположительно).

**Корреляция.** Соответствует верхней части биогоризонта *enodatum crispatum* (биогоризонт XVIIb *enodatum* β в Англии [Page, 1988, pl. 19, fig. 8]) и нижней части биогоризонта *enodatum enodatum* Центральной России.

#### биогоризонт *milashevici milashevici* Kiselev, 2005

= *Cadoceras milashevici milashevici* (биогоризонт): Киселев, 2005, 2006

**Категория.** Биостратон альтернативной шкалы нижнего-среднего келловоя Европейской России.

**Стратотип.** Разрез на р. Ока у г. Елатьма в слоях 5, 6, 7 (по Киселев, 2001).

**Вид-индекс** как и у зоны.

**Местонахождения.** 1) г. Елатьма, р. Ока (слои 5, 6, 7); 2) с. Алпатьево, р. Ока (слои 2-9). 3) г. Михайлов (карьер Михайлов-Цемент), 4) район Переборы г. Рыбинска; 5) С. Конюшино, р. Черемуха, Рыбинский район; 6) р. Унжа, Макарьевский район (г. Макарьев, (слои 5, 6, по Киселев, 2001), с. Унжа, с. Васильково и др.); 7) р. Унжа, Кологривский район (сс. Бурдово, Илешево, Черменино) (слои 3/4-3/11, по [Киселев, 2013]); 8) р. Волга, г. Наволоки; 9) овраг Малиновый, Саратовская обл.; 10) р. Сысола, с. Вотча (1), слой 4.

**Аммониты.** Подвид-индекс, *Cadoceras (Cadoceras) proniense* Sas., *C. (C.) bryocostilatum* Kiselev, *C. postelatmae* Sas., *C. (Protolongaeviceras) arcticoides* Kiselev et Meledina, *Pseudocadoceras homoeomorphum* Kiselev, *Ps. cuneatum* Sas., *Catasigaloceras enodatum aeeta* Kiselev, *Kosmoceras (Gulielmites) medea medea* Call.; *K. (G.) medea magnum* Kiselev, *K. (G.) jason sedgwickii* (Pratt), *K. (Kosmoceras) baylei* Tint., *K. (K.) nodosum* Call., *K. (K.) subnodatum* (Teiss.), *Gulielmiceras (Gulielmiceras) anterior* (Brink.), *Gul. (Gul.) gulielmii* (Sow.), *Gul. (Gul.) jenceni* Teiss., *Gul. (Spinikosmoceras) tschegemensis* (Tschichatschev),

*Indosphinctes mutatus* (Traut.) var. b, ?*I. mokschaensis* (Sas.), *Choffatia* cf. *sacuntala* Spath, *Subgrossouvria* cf. *evoluta* (Neum.), *S. eurypticha* (Neum.), *Anaplanulites submutatus* (Nik.), *Grossouvria nikitinoensis* (Sas.), *G. variabilis* (Lah.) *Properisphinctes pseudobernensis* Sas., *Okaites pseudomosquensis* (Siem.).

**Корреляция.** Биогоризонт имеет широкое вертикальное распространение в нижнем и верхнем келловее. Он соответствует стратиграфическому интервалу, включающему верхнюю часть зоны Enodatum (биогоризонт *enodatum aeeta*), подзону Medea и нижнюю часть подзоны Jason среднего келловоя Русской платформы.

**Распространение.** Европейская Россия (бассейн р. Сысолы, Ижмы и Усы, Рязанская, Ярославская, Костромская, Брянская, Московская и Саратовская области), Земли Франца-Иосифа, Северной Сибири (вероятно).

#### биогоризонт '*durum*' nov.

= *Rondiceras milashevici* и *C. ex gr. durum* (слои с...), pars: Князев и др., 2009б,в; 2010; 2011; Шурыгин и др., 2011.

= *Cadoceras durum* (зона), pars: Никитенко и др., 2013; Князев и др., 2020; Алифинов, Князев, 2020.

**Категория.** Провизорный биостратон основной шкалы нижнего келловоя Северной Сибири и аммонитовой шкалы Бореального (Арктического) стандарта.

**Вид-индекс.** *Cadoceras (Cadoceras) ex gr. durum* (Buckman) (Князев и др., 2010, табл. VI, фиг. 1,2). Остров Большой Бегичев, обн. 503, слой 6. Нижний келловей, зона *Milashevici*, нижняя часть.

**Стратотип** предложен Князевым и др. (2010) - о. Бол. Бегичев, обн. 503, слой 6, мощность 1,5 м.

**Аммониты:** вид-индекс, *Cadoceras (Rondiceras) milashevici* (Nik.). Указание на присутствие в том же комплексе *Stenocadoceras ex gr. multicoatum* Imlay (Князев и др., 2011, фототабл., фиг. 2), по всей видимости, является ошибочным.

**Замечания.** Как показано выше, вид-индекс данного биостратона не может быть с полной уверенностью отождествлен с *C. (C.) durum* (Buckman), поэтому его название дается в открытой номенклатуре. В этой связи выделенный биостратон рассматривается как биогоризонт сугубо местного распространения. Он заменяет ранее выделенные слои с фауной и зону (см. синонимику). Выделение зоны в данном стратиграфическом интервале преждевременно, поскольку вид-индекс определяется неуверенно и не имеет широкого распространения даже в пределах Северной Сибири.

**Распространение.** Северная Сибирь (о. Большой Бегичев и, предположительно, низовья р. Лены [разрез Атыркан]). Если подтвердится тождество вида-индекса и *C. (C.)*

*durum* (Buckman) или *C. (C.) durum* (Buckman) sensu Page, 1988, то географически биогоризонт будет распространен вплоть до Англии.

**Корреляция.** Приблизительно соответствует нижней части подзоны Enodatum (биогоризонт *enodatum crispatum*) Англии и Европейской России. Не исключено, что биогоризонт может быть сопоставим и с более высокими горизонтами подзоны Enodatum и, даже, низов среднего келловея.

#### биогоризонт *arcticoides* nov.

- = *Rondiceras tscheffkini* (слои с...), pars: Шульгина, Бурдыкина, 1992.
- = *Rondiceras milashevici*, *Protolongaeviceras arcticoides* (зона), pars: Князев и др., 2020.

**Категория.** Биостратон основной шкалы среднего келловея Северной Сибири, альтернативной шкалы Европейской России и аммонитовой шкалы Бореального (Арктического) стандарта.

**Вид-индекс.** *Cadoceras (Protolongaeviceras) arcticoides* Kiselev et Meledina (голотип: Киселев, Меледина, 2004, табл. 1, фиг. 1,2, экз. ЯрГПУ № 2/52). Правый берег Волги, г. Рыбинск (район Переборы). Средний келловей, зона Jason.

**Стратотип** предложен Князевым и др. (2020) - о. Бол. Бегичев, обн. 503, слой 7, мощность 1 м.

**Аммониты:** **Северная Сибирь:** вид-индекс, *Cadoceras (Rondiceras) milashevici* (Nik.). **Восточная Гренландия:** вид-индекс. **Европейская Россия:** вид-индекс, *C. (Rondiceras) milashevici* (Nik.), *C. (Cadoceras) bryocostilatum* Kiselev, *C. (C.) vetulum* Kiselev, *C. (C.) schumarovi* (Nik.), *Kosmoceras (Gulielmites) jason* (Rein.), *K. (G.) medea* Call., *K. (Kosmoceras) tschernischewi* (Teiss.), *Gulielmiceras jenceni* Teiss., *G. tschegemensis* (Tschikh.), *Indosphinctes mutatus* (Traut.), *Okaites pseudomosquensis* (Siem.), *Putealicerias ironense* (Tchikh.), *Putealicerias cf. punctatum* (Stahl.).

**Замечания.** В Северной Сибири биогоризонт составляет часть основной инфразональной шкалы, в Европейской России - параллельной. В Восточной Гренландии выборка вида-индекса собрана Дж. Калломоном в 1970 г. в разрезе 78 (*Kosmocerasbjerg*, *Olympen*). В коллекции ГМС (геологический музей Копенгагена) эти экземпляры не привязаны к определенному фаунистическому горизонту, но отнесены к среднему келловею со знаком вопроса. Вероятно, они собраны в самостоятельном стратиграфическом интервале в нижней части среднего келловея, ниже фауны 36 - *Kosmoceras cf./aff. jason* (по Callomon, 1993). Таким образом, в Восточной Гренландии биогоризонт *arcticoides* может быть установлен в основной инфразональной шкале.



**Распространение.** Северная Сибирь (о. Большой Бегичев; В. Таймыр, р. Чернохребетная); Восточная Гренландия (Земля Джеймсона); Земля Франца-Иосифа; Европейская Россия (Ярославско-Ивановское Поволжье, Рязанская обл., бассейн р. Сысолы); Западная Европа (Англия).

**Корреляция.** Средний келловей, нижняя часть. В Европейской России соответствует зоне Jason в полном объеме.

### биогоризонт *milaschevici pura* Kiselev, 2005

= *Cadoceras milaschevici pura* (биогоризонт): Киселев, 2005

**Категория.** Биостратон альтернативной шкалы Европейской России.

**Вид-индекс.** *Cadoceras (Rondiceras) milaschevici pura* Voronetz, 1962 (голотип: Воронеж, 1962, табл. XIII, фиг. 1, табл. XVI, фиг. 1. Новая Земля, из валунов; = *Cadoceras voronetzae* Frebold, 1964, pl. XV, fig. 1, pl. XVI, fig. 1).

**Стратотип:** разрез у д. Черменино (р. Унжа), слои 3/11-3/15, мощность 2,5 м (по [Киселев, 2013]).

**Аммониты:** Европейская Россия: вид-индекс, *C. arcticoides* Kiselev et Meledina, *C. cf. postelatmae* Sas., *C. (Cadoceras) bryocostilatum* Kiselev, *Ps. cuneatum* Sas., *Ps. (Cos.) nanseni* (Pomp.), *Kosmoceras (Gulielmites) jason jason* (Rein.), *Gulielmiceras (Gulielmiceras) jenceni* (Teiss.), *Indosphinctes mutatus* (Trd.), *Anaplanulites submutatus* (Nik.). Новая Земля, Северный Юкон: вид-индекс. Земля Франца-Иосифа: вид-индекс, *Cadoceras arcticoides* Kiselev et Meledina, *Pseudocadoceras (Costacadoceras) nanseni* (Pomp.).

**Распространение.** Европейская Россия (бассейны р. Унжи и р. Сысолы); Земля Франца-Иосифа (о. Нортбрук); Арктическая Канада (Северный Юкон).

**Корреляция.** В Европейской России соответствует подзоне Jason, преимущественно верхней части (биогоризонт *jason jason*). Очень редко в биогоризонте *medea magnum* (в разрезе у д. Черменино) встречаются экземпляры *C. milaschevici*, не отличимые от *C. milaschevici pura*, но их принадлежность к данному подвиду нуждается в проверке. Не исключено, что это еще морфы изменчивости более раннего подвида.

### СРЕДНИЙ КЕЛЛОВЕЙ

Зона JASON Orbigny, 1852 emend. Callomon 1964

Подзона MEDEA Callomon, 1955

= *Kosmoceras (Gulielmites) medea* (Subzone): Callomon, 1955.

= *Kosmoceras medea* (sous-zone): Tintant, 1963; Cariou et al., 1967.

= *Kosmoceras medea* (Subzone, подзона): Callomon, 1964; Callomon, 1968; Mangold, 1971; Lange, 1973; Callomon et al., 1987; Cox, 1988; Mönning, 1989, 1993; Thierry et al., 1997; Репин, Рашван, 1996; Киселев, 1999; 2001; Kiselev, Rogov, 2018.



**Категория.** Биостратон основной шкалы среднего келловея Западной Европы, Европейской России, северной части Туранской плиты и Северного Кавказа.

**Вид-индекс.** *Kosmoceras (Gulielmites) medea* Callomon. Голотип изображен в работе Дж. Кэлломона [Callomon, 1955, табл. 2, фиг.1]. Англия, Кидлингтон, слой 12.

**Стратотип.** Англия, разрез Кидлингтон, Оксфордшир (слои 9-14). Гипостратотип располагается в Питерборо (Peterborough, Cambridgeshire) (слои 5-9, 21-55 см [Callomon, 1964, 1968]).

**Местонахождения.** 1) р. Унжа у г. Макарьев; 2) р. Ока, д. Никитино (в отдельных конденсированных конкрециях); 3) р. Ока, пос. Алпатьево; 4) р. Ока, п. Елатьма; 5) р. Унжа, с. Черменино; 6) г. Михайлов.

**Аммониты:** В *Англии* преобладают, в основном, космоцератиды (Callomon, 1955; 1968) *Kosmoceras (Gulielmites) medea* Call., *K. (Kosmoceras) nodosum* Call., *Gulielmiceras (Gulielmiceras) gulielmi* (Sow.). Реже встречаются *Cadoceras* s.str. (ibid.), а также (Page, 1994) *Indosphinctes patina* (Neumayr), *Reineckeia (Reineckeia) anceps* (Rein.) и *Cadoceras (Rondiceras) milashevici compressum* (Nik.). В *Западной Франции* (Poitou) среди аммонитов преобладают вид-индекс, рейнекеиды и оппелииды, среди которых указываются (Cariou et al., 1967) *Reineckeia tyranniformis* Spath, *R. substeinmanni* Lemoine, *R. cf. indosabauda* Par. et Bon., *R. gr. ravana* Spath, *R. (Reineckeites) aff. douvillei* Steinm. *Rossienceras mathayense* (Kilian), *R. rossiense* (Teiss.), *Zieteniceras cf. tuberculatum* (de Tsynt.), *Z. aff. regulare* (Till), *Orbignyiceras pseudopunctatum* (Lah.), *Eulunulites lunula* (Rein.), *?E. cf. richei* (Lem.), *Phlycticeras polygonium* (Zieten), *Phlycticeras lachati* Par. et Bon., *Phl. pustulatum* (Rein.), *Phl. cristagalli* (Orb.), *Oecotraustes (Thraxites) conjugens* (Waagen). Реже встречаются *Oecoptychius refractus* (Rein.), *Pleurocephalites*, *Indosphinctes* и *Choffatia*. В *Европейской России* космоцератиды и псевдоперисфинктины доминируют в центральных районах (Рязанская, Московская, Брянская обл.), в то время как в более северных районах (Костромская обл., респ. Коми) преобладают, иногда тотально (до 100%), кадоцератиды. Оппелииды (*Rossienceras uhligi*) встречаются очень редко.

**Объем.** 2 биогоризонта *medea medea* и *medea magnum*.

**Распространение.** В *России*: Центральная Россия, Нижнее Поволжье (Малиновский овраг). За пределами *России*: Англия (Йоркшир), Франция (Бургундия).

**биогоризонт *medea medea* Callomon, Dietl, Page, 1988 emend. Kiselev, 2001**

- = *Kosmoceras medea*  $\alpha$  (faunal horizon, biohorizonte): Callomon, Dietl, Page, 1988; Mönnig et al., 2018
- = *Kosmoceras medea* (horizon): Courville, 1989
- = *Kosmoceras medea medea* (биогоризонт, biohorizon): Киселев, 2001; Kiselev, Rogov, 2018

**Категория.** Биостратон основной шкалы среднего келловоя Западной Европы и Европейской России.

**Вид-индекс.** Ранний хроноподвид вида-индекса подзоны, он же и голотип вида.

**Стратотип.** Кидлингтон (слои 11, 12), Оксфордшир, Англия.

**Аммониты.** *Kosmoceras (Gulielmites) medea medea* Call.; *K. (Kosmoceras) nodosum* Call., *Gulielmiceras (Gulielmiceras) gulielmi* (Sow.), *Cadoceras (Rondiceras) milashevici milashevici* (Nik.), *Pseudocadoceras cuneatum* Sas., *Indosphinctes mutatus* (Trd.) var. *b*, *Anaplanulites submutatus* (Nik.), *Grossouvria variabilis* (Lah.), *Rossienceras uhligi* (Neum.).

**Местонахождения.** 1) р. Унжа, г. Макарьев (слой 4 в [Киселев, 2001]); 2) р. Унжа, с. Черменино (слой 3/9 в [Киселев, 2013]); 3) р. Ока, с. Алпатьево (пески и песчаники слоя 6); 4) г. Михайлов (Михайловцемент I, слой 3; Михайловцемент II, слой 2, интервал 350-400 см выше подошвы; Михайлов-Горенка, слой 7-8); 5) р. Ока, п. Елатьма (слой 6, Kiselev, 2001).

**Распространение.** Центральная Россия, Англия, Франция (Бургундия).

**Корреляция.** Эквивалент биогоризонта *bannense* Cariou, 1974 субсредиземноморской шкалы.

**биогоризонт *medea magnum* Kiselev, 2001**

- = *Kosmoceras medea magnum* (биогоризонт, biohorizon): Киселев, 2001; Kiselev, Rogov, 2018.
- = *Kosmoceras medea*  $\beta$  (biohorizonte): Mönnig et al., 2018

**Категория.** Биостратон основной шкалы среднего келловоя Западной Европы и Европейской России.

**Стратотип.** Правый берег р. Унжи, г. Макарьев (слой 5 в [Киселев, 2001])

**Вид-индекс.** *Kosmoceras (Gulielmites) medea magnum* Kiselev. Поздний хроноподвид вида-индекса подзоны. Голотип изображен в работе Г.Тентана [Tintant, 1963, табл. XXV, фиг. 1]. Англия, Питерборо.

**Аммониты.** *Kosmoceras (Gulielmites) medea magnum* Kiselev, *K. (Kosmoceras) baylei* Tint., *Gulielmiceras (Gulielmiceras) gulielmii* (Sow.), *G. (Spinikosmoceras) tschegemensis* (Tschichatschev), *Cadoceras (Rondiceras) milashevici* (Nik.), *C. (Cadoceras) sp.*, *Pseudocadoceras cuneatum* Sas., *Ps. (Percacosticeras) sp.*, *Indosphinctes mutatus* (Traut.), *Anaplanulites submutatus* (Nik.), *Grossouvria cf. variabilis* Lah.

**Местонахождения.** 1) стратотип; 2) р. Унжа, с. Черменино (слой 3/10 в [Киселев, 2013]); 3) р. Ока, пос. Алпатьево (предположительно, слой 7); 4) г. Михайлов (предположительно), 5) р. Ока, д. Никитино (в отдельных конденсированных конкрециях).

**Корреляция.** Точное сопоставление с западноевропейской шкалой невозможно. Вероятно, горизонт отвечает слоям 13, 14 голостратотипа подзоны.

### Подзона JASON Callomon, 1955

= *Kosmoceras (Gulielmites) jason* (Subzone): Callomon, 1955.  
= *Kosmoceras jason* (sous-zone): Tintant, 1963; Cariou et al., 1967;  
= *Kosmoceras jason* (Subzone, подзона): Callomon, 1964; Callomon, 1968; Mangold, 1971; Lange, 1973; Callomon et al., 1987; Cox, 1988; Mönnig, 1989, 1993; Репин, Рашван, 1996; Thierry et al., 1997; Киселев, 1999; 2001; Kiselev, Rogov, 2018.

**Категория.** Биостратон основной шкалы среднего келловея Западной Европы, Европейской России, северной части Туранской плиты и Северного Кавказа.

**Номенклатура.** Кидлингтон, (слои 15-26), Oxfordshire, Англия. Гипостратотип расположен в Питерборо (Peterborough, Cambridgeshire) (слои 10-13, 56-135 см по [Callomon, 1964, 1968]).

**Вид-индекс.** *Kosmoceras (Gulielmites) jason* (Reinecke, 1818). К настоящему времени предложено два неотипа вида. Первый неотип выбран Р. Бринкманном (Brinkman, 1929a, p. 44) из оригиналов С. Бакмэна (Buckman, 1924, V, табл. DIII, Германия, Вюртемберг). Он представлен внутренними оборотами *Kosmoceras (Gulielmites)* и, по мнению Дж. Калломона (Callomon, 1955, p. 229), практически не отличается от других видов *K. (Gulielmites)*, т.е. является неудачным. Другой неотип был выбран Г.Тентаном (Tintant, 1963, p. 250) из коллекции А.Орбиньи (IPM-R.7164 [coll. d'Orbigny, № 3169-II-1], Fischer, 1994, pl. 60, fig. 3). Этот неотип содержит взрослые обороты и соответствует общепринятому представлению о диагнозе данного вида, поэтому, согласно Тентану, он должен считаться истинным типом вида. Выбор обоих неотипов не вполне соответствует правилам ICZN (Zeiss, 1972), поскольку они собраны не из типовой местности, откуда происходят оригиналы Рейнеке. Согласно Э. Мённигу, который нашел и изучил оригинальную коллекцию Рейнеке (Mönnig, 1995, p. 16), тип *Nautilus jason* Reinecke является микроконхом *Catasigaloceras enodatum* (Nik.), т.е. *Gulielmiceras anterior* (Brinkmann). Тем не менее, до опубликования описаний этого материала мы придерживаемся в данной работе трактовки вида, которая принята у французских специалистов.

**Аммониты:** В *Англии* из аммонитов преобладают космоцератиды, в основном вид-индекс. Остальные семейства представлены редкими *Indosphinctes patina* (Neum.)

(Page, 1994, pl. 22, fig. 4-6), *Cadoceras (Rondiceras) cf. milashevici* (Nik.), *C. cf. arcticoides* Kiselev et Meledina (ibid, pl. 17, фиг. 3), *Reineckeia aff. anceps* (Rein.). В **Восточной Франции** (Бургундия) (Tintant, Thierry, 1967) аммониты, в основном, представлены макроцефалитидами, перисфинктидами и рейнеккеидами: *Pleurocephalites cuenoti* (Corroy), *P. jacobi* (Corroy), *P. aff. paronai* (Basse), *Kosmoceras jason* (Rein), *Kosmoceras baylei* Tint., *Choffatia*, *Grossouvria*, *Binatisphinctes mosquensis* (Fisch.), *Reineckeia liffolensis* Steinm., *Reineckeites paronai* (Petit. ), *R. douvillei* (Steinm.). В **Юпе** (Mangold, 1967) в комплексе аммонитов преобладают перисфинктиды *Kosmoceras jason* (Rein.), Рейнеккеиды, *Choffatia neumayri* (Siem.), *C. cf. perdagata* (Waag.), *C. prorsocostata* (Siem.), *Grossouvria kontkiewiczzi* (Siem.), *G. anomala* (Loczy), *G. variabilifera* (Loczy), *G. leptoides* (Loczy), *Binatisphinctes scopinensis* (Neum.). На **Центральном Массиве** (Cariou, 1967) характерными для подзоны являются рейнеккеиды и оппелииды: *Reineckeia (Kellawaysites) multicostata* Petitcl., *R. (Reineckeia) grossouvrei* Petitcl., *R. (R.) reissi* Steinm., *Reineckeites aff. stuebeli* Steinm., *Rossienceras metomphalum* (Bon.), *Rossienceras* sp., *Orbignyiceras (?) didieri* (Petitcl.), *Brightia (B.) aff. submatheyi* (Lee), *Phlycticeras* gr. *pustulatum* (Orbigny), *Oecoptychius refractus* (Rein.), *Kosmoceras jason* (Rein.), *Choffatia* sp., *Grossouvria* sp. В **Европейской России** среди аммонитов преобладают космо- и кардиоцератида, иногда с перевесом в численности последних (в разрезах бассейна р. Унжи и более северных районов); оппелииды встречаются очень редко.

**Местонахождения.** 1) р. Ока у г. Елатьмы (слой 7); 2) Ярославская область - р. Черемуха, р. Волга (Переборы) (серые пиритизированные глины); 3) р. Ока, пос. Алпатьево (алеуритистые пески до 1м), 4) р. Унжа, г. Макарьев, 5) р. Унжа, с. Черменино (слои 3/12 - 3/15 в [Киселев, 2013]); 5) г. Михайлов (Михайловцемент I, предположительно).

**Объем.** 2 биогоризонта *jason sedgwickii* и *jason jason*.

**Распространение.** В *России*: Центральная Россия, бассейн р. Сысолы, Нижнее Поволжье, Оренбургская обл. (р. Сухая Песчанка). *За пределами России*: Англия (Йоркшир), Шотландия, Франция (Парижский бассейн, р. Рона), Германия (Франкония), Польша, Казахстан (Мангышлак), Грузия (с. Голотль), Литва.

**биогоризонт *jason sedgwickii* Buckman emend. Kiselev, Meledina, 2004**

= *Gulielmites conlaxatum* (hemera): Buckman, 1923, pl. 418; 1928, p. 29.  
 = *Kosmoceras jason* α (horizon, biohorizonte): Courville, 1989; Dietl., in: Thierry et al., 1997, p. 70; Mönnig et al., 2018  
 = *Kosmoceras jason sedgwickii* (биогоризонт, biohorizon): Киселев, Меледина, 2004; Kiselev, Rogov, 2018.

**Категория.** Биостратон основной шкалы среднего келловоя Западной Европы и Европейской России.

**Вид-индекс.** *Kosmoceras (Gulielmites) jason sedgwickii* (Pratt) (Голотип: Buckman, 1925, pl. 598). Ранний хроноподвид вида-индекса подзоны.

**Стратотип.** Биогоризонт впервые обозначен в Peterborough (Англия), в гипостратотипе зоны Jason, в интервале 56-79 см (ниже границы скачкообразного повышения диаметра раковины у *Kosmoceras (Gulielmites)* (Brinkmann, 1929b, Abb. 30). В разрезе Kidlington (Oxfordshire), в голостратотипе зоны, нижний биогоризонт подзоны Jason занимает около 30 см глин, приблизительно соответствующих слоям 16-19 (Callomon, 1964; 1968).

**Аммониты.** *Kosmoceras (Gulielmites) jason sedgwickii* (Pratt), *K. (Kosmoceras) tschernischevi* Nik., *Gulielmiceras (Gulielmiceras) jenceni* Teiss., *Gul. (Spinikosmoceras) tschegemensis* (Tschichatschev), *Cadoceras (Rondiceras) milashevici milashevici* (Nik.), *C. arcticoides* Kiselev et Meledina, *C. (Bryocadoceras) bryocostilatum* Kiselev, *C. postelatmae* Sas., *Pseudocadoceras cuneatum* Sas., *Indosphinctes mutatus* (Traut.) var. b, ?*Indosphinctes mokschaensis* (Sas.), *Subgrossouvria eurypticha* (Neum.), *Properisphinctes pseudobernensis* Sas., *Okaites pseudomosquensis* (Siem.).

**Местонахождения.** 1) р. Ока, п. Елатьма (слой 7), 2) р. Ока, пос. Алпатьево (предположительно слой 8); 3) г. Рыбинск (Переборы); 4) с. Конюшино (р. Черемуха) (предположительно) 5) пос. Ужовка (кровля слоя глинистых алевроитов ниже первого конкреционного уровня); 6) р. Унжа, с. Черменино (слои 3/12 -3/15 в [Киселев, 2013]).

**Распространение.** Англия (Oxford Clay), С.-В. Франция (Sarthe), Швабия (Ornatenton), Попеляны, Европейская Россия.

#### **биогоризонт *jason jason* Courville, 1989 emend. Kiselev, Meledina, 2004**

= *Kosmoceras jason* β (horizon, biohorizonte): Courville, 1989; Dietl, in: Thierry et al., 1997, p. 70; Mönnig et al., 2018

= *Kosmoceras jason jason* (биогоризонт, biohorizon): Киселев, Меледина, 2004; Kiselev, Rogov, 2018

**Категория.** Биостратон основной шкалы среднего келловоя Западной Европы и Европейской России.

**Вид-индекс.** *Kosmoceras (Gulielmites) jason jason* (Rein.) sensu Orbigny. Поздний хроноподвид вида-индекса подзоны. Соответствует французскому неотипу вида (Fischer, 1994, pl. 60, fig. 3).

**Стратотип.** Kidlington, Oxfordshire, Англия. Биогоризонт приблизительно соответствует слоям 20-26 (Callomon, 1964; 1968). В оксфордских глинах Peterborough (Англия) он находится в интервале 80-135 см (интервал ступенчатого повышения диаметра раковины у *Kosmoceras (Gulielmites)* до границы скачкообразного его понижения (Brinkmann, 1929b, Abb. 30).

**Аммониты.** *Kosmoceras (Gulielmites) jason jason* (Rein.), *K. (Kosmoceras) tschernischevi* Nik., *Gulielmiceras (Gulielmiceras) jenceni* Teiss., *Gul. (Spinikosmoceras) tschegemensis* (Tschikhatshev), *Cadoceras (Rondiceras) milashevici pura* Vor., *C. arcticoides* Kiselev et Meledina, *C. cf. postelatmae* Sas., *C. (Cadoceras) bryocostilatatum* Kiselev, *Pseudocadoceras cuneatum* Sas., *Ps. (Costacadoceras) nanseni* (Pomp.), *Anaplanulites cf. evolutus* (Mangold), *Grossouvria cf. kontkiewiczzi* (Siem.), *Putealicerias ironense* (Tschikhachev).

**Местонахождения.** 1) р. Сысола, с. Вотча (слой 6 в [Киселев, 2006]); 2) р. Ока, пос. Алпатьево (слой 9, предположительно); 3) г. Рыбинск (Переборы); 4) с. Конюшино и с. Михайловское (р. Черемуха); 5) пос. Ужовка (кровля слоя глинистых алевроитов ниже первого конкреционного уровня); 6) г. Михайлов (карьер Михайловцемент I, предположительно, слой 4).

**Распространение.** Англия (Oxford Clay), Франция (Sarthe, Blya, Champagne, Bourgogne), Швабия (Ornatenton), Попеляны, Европейская Россия.

**Зона CORONATUM Orbigny, 1852 emend. Callomon, 1964**  
**Подзона OBDUCTUM Brinkmann, 1929 emend. Callomon, 1955**

= *Kosmoceras obductum* (Zone): Brinkmann, 1929b, p. 36 (pars).  
= *Kosmoceras (Zugokosmoceras) obductum* (Subzone): Callomon, 1955, p. 256, 257.  
= *Kosmoceras obductum* (sous-zone): Tintant, 1963, p. 54, 55.  
= *Kosmoceras obductum* (Subzone, подзона): Callomon, 1964; Cariou et al., 1967; Callomon, 1968; Mangold, 1971; Lange, 1973; Callomon et al., 1987; Cox, 1988; Mönnig, 1989, 1993; Репин, Рашван, 1996; Thierry et al., 1997; Киселев, 1999; 2001; Kiselev, Rogov, 2018.

**Категория.** Биостратон основной шкалы среднего келловея Западной Европы, Европейской России, северной части Туранской плиты и Северного Кавказа.

**Вид-индекс.** *Kosmoceras (Gulielmites) obductum* (Buckman, 1925). Голотип изображен в работе С. Бакмэна (Buckman, 1925, V, табл. DLIX).

**Стратотип.** Питерборо (Peterborough) (слои 14-16b, 136-560 см по [Callomon, 1964, 1968]), Cambridgeshire, Англия.

**Объем.** 2 биогоризонта *obductum* и *crassum*, хорошо различающиеся по составу аммонитовых комплексов только в Европейской России и Франции (см. ниже). В Англии оба биогоризонта различаются, в основном лишь по распространению видов-индексов.

**Распространение.** В России: Центральная Россия, Нижнее Поволжье. За пределами России: Англия (Йоркшир), Франция, Германия (Франкония), Польша, Казахстан (Мангышлак), Грузия, Литва.



## биогоризонт *obductum* Buckman, 1925

- = *Gulielmites obductus* (hemera): Buckman, 1925; 1928.
- = *Kosmoceras obductum* (биогоризонт, biohorizon): Киселев, 2001; Kiselev, Rogov, 2018.
- = *Kosmoceras obductum anterior* (biohorizonte): Mönnig et al., 2018.

**Категория.** Биостратон основной шкалы келловей Западной Европы, Европейской России, северной части Туранской плиты и Северного Кавказа.

**Вид-индекс.** Тот же, что и для подзоны в целом.

**Стратотип.** Первоначально биогоризонт был выделен Д.Н. Киселевым в разрезе у п. Елатьма в нижней части слоя 8, где проходит горизонт сконденсированных конкреций с аммонитами биогоризонта *obductum*. Поскольку конкреции являются переотложенными внутри биогоризонта *crassum*, то такой выбор стратотипа является неудачным. Предлагаемый новый стратотип – Peterborough, Англия (интервал 136-460 см). Кровля биогоризонта совпадает с резким скачком среднестатистического диаметра раковины *Kosmoceras* (*Gulielmites*) со 101 мм до 112 мм на отметке 460 см разреза (Brinkmann, 1929b, abh. 28). Гипостратотип – разрез Михаловцемент II, слой 3.

**Аммониты:** В *Европейской России* среди аммонитов преобладают космо- и кардиоцератиды: *Kosmoceras* (*Gulielmites*) *obductum* (Buckm.) var. *a* и var. *b*, *K. (Kosmoceras) bigoti* Douv., *Gulielmiceras* (*Gulielmiceras*) *complanatum* Tint., *G. (Spinikosmoceras) castor* (Rein.), *Cadoceras* aff. *proniense* Sas., *C. cf. wosnessenski* (Grew.), *C. (Eichwaldiceras) carinatiforme* Kiselev, *C. (Bryocadoceras) schumarovi* (Nik.), *C. (B.) vetulum* Kiselev, *Longaeviceras stenolobum* (Keys.) emend. Nik., *Pseudocadoceras macellum* Kiselev, *Ps. (Novocadoceras) cf. suraense* (Sas.). *Ps. (Costacadoceras) laminatum* Buckm., встречены также *Erymnoceras coronatum* (Brug.), *Indosphinctes abichi* (Neum.), *Choffatia pseudofunata* (Teiss.), *Orbignyceras orbignyi* (Tsytoivitch), *Brightia* (*B.*) *eccentrica* Rogov, *Alcidia nurrhaensis* (Waagen), *Zieteniceras* cf. *rarecostatum* Rogov. Во *Франции (Бургундия)* космоцератиды представлены аналогичным набором видов и находятся приблизительно в равном соотношении с тетическими группами аммонитов (Tintant, Thierry, 1967, p. 678): *Kosmoceras obductum* (Buck.), *Gulielmiceras complanatum* (Tint.), *G. ventricosum* (Tint.), *Spinikosmoceras castor* (Rein), *S. pollux* (Rein.), *Subgrossouvria coronaeformis* (Loczy), *Erymnoceras coronatum* (Brug.), *E. coronoides* (Quenst.), *E. baylei* (Jean.), *Rollierites minuendum* (Roll.), *Reineckeia* spp., Нecticoceratinae (*Lunuloceras*, *Brightia*, *Rossienceras*).

**Местонахождения.** 1) р. Ока, г. Елатьма (слой 8, конденсированные конкреции песчаника); 2) р. Ока, пос. Алпатьево (слой 10); 3) г. Михайлов (карьер Михайловцемент I, слой 5; Михайловцемент II, слой 3); 4) р. Унжа, деревни Половчиново и Васильково (глины серые с конкрециями); 5) пос. Ужовка, Нижегородская обл. (нижний слой

оолитового мергеля до 0,3 м); 7) р. Сысола, с. Вотча, (слой 8 в [Киселев, 2006]); 8) Москва-Сити (слой 2, средняя часть).

### биогоризонт *crassum* Kiselev, 2001

? = *Anakosmokeras stutchburii* (hemera): Buckman, 1924; 1928.

= *Kosmoceras crassum* (биогоризонт, biohorizon): Киселев, 2001; Kiselev, Rogov, 2018.

**Категория.** Биостратон основной шкалы среднего келловея Европейской России.

**Вид-индекс.** *Kosmoceras (Zugokosmoceras) crassum* Tintant. Голотип изображен в Tintant, 1963, табл. XXIX, фиг. 2.

**Стратотип.** Ранее (Киселев, 2001) в качестве стратотипа предлагался разрез у г. Елатьмы (Рязанская обл.), слой 8, мергельно-оолитовый матрикс. Поскольку средний келловей в этом разрезе многократно сконденсирован и находится далеко от стратотипа подзоны, предлагается новый стратотип – Peterborough, Англия (интервал 460-560 см, Brinkmann, 1929b, abh. 28). Гипостратотип - Михайловцемент I, слой 6.

**Аммониты:** *Erymnoceras* cf. *coronatum* (Brug.), *Rollierites* sp., *Rollierites renardi* (Nik.), *Kosmoceras (Zugokosmoceras) effulgens* (Buckm.), *K.(Z.) crassum* Tint., *K.(Kosmoceras) pollucinum* Teis., *Gulielmiceras (Spinikosmoceras) castor* (Rein.), *G.(S.) pollux* (Rein.), *G.(S.) fuchsi* (Neum.), *G.(Gulielmiceras) cf. robustum* Tint., *Okaites mosquensis* (Fisch.), *Grossouvria nikitini* (Par. et Bon.), *Zieteniceras* aff. *rarecostatum* Rogov, *Brightia (B.) eccentrica* Rogov, *B. (B.) davitashvili* Lominadze, *B. (B.) subinvoluta* (Bonarelli), *B. (B.) aff. brightii* (Pratt), *Orbiglyceras orbignyi* (Tsyт.), *O. cf. lonsdalii* (Pratt), *Lunuloceras fallax* (Zeiss), *Rossienceras rossiense* (Teiss.), *Alcidia* cf. *nurrhaensis* (Waagen), *Putealiceras* cf. *punctatum* (Stahl), *Rehmannia (Loczyceras) crassicostata* (Lóczy).

**Местонахождения.** 1) стратотип; 2) г. Михайлов (карьер Михайловцемент I, слой 6); 3) Москва-Сити (слой 2, верхняя часть).

**Замечания.** Г. Тинтан при описании вида указал (Tintant, 1963, с. 269-276), что его стратиграфическое положение выше, чем у *Kosmoceras obductum*, поэтому «со стратиграфической точки зрения эти формы, по-видимому, характеризуют высокий уровень среднего келловея, соответствующий подзоне Grossouvrei»: «Au point de vue stratigraphique, ces formes semblent caractériser un niveau élevé du Callovien moyen, correspondant sensiblement à la sous-zone à Grossouvrei (partie supérieure de la zone à Coronatum), alors que le vrai *K. obductum* caractérise au contraire la sous-zone inférieure de la zone à Coronatum» (ibid., p. 276). Вывод о стратиграфическом возрасте вида им сделан неуверенно, вероятно потому, что вид во многом больше напоминает *K. obductum*, нежели



*K. grossouvrei*. В описательной части Тинтан проводит сравнение нового вида, в основном, с *K. obductum* (упоминается 18 раз, в то время как *K. grossouvrei* не упомянут ни разу).

Специфичность аммонитового комплекса биогоризонта *crassum* показана Тентаном при описании разрезов в Бургундии (Côte Chalonnaise), где отмечаются (Tintant, Thierry, 1967, p. 676) следующие аммониты: *Kosmoceras crassum* (Tint.), *K. pollucinum* (Teiss.), *Spinikosmoceras aff. pollux* (Rein.), *Phlycticeras pustulatum* (Rein.), *Choffatia aff. cardoti* (Petit.), *Choffatia waageni* (Teis.), *Grossouvria subtilis* (Neum.), *Erymnoceras doliforme* (Roman), *E. cf. ajax* (Orb.), *E. coronatum* (Brug.), *Reineckeia cf. fehlmanni* (Jean.), *R. aff. crassicosta* (Loc.), *R. grossouvrei* (Petit.), *Reineckeites plana* (Lee), *R. stubeli* (Steinm), *Kellawaysites aff. greppini* (Opp.), *K. aff. multicostata* (Petit.), *Rossienceras rossiense* (Teiss.).

В аммонитовом комплексе биогоризонта *crassum* в разрезах Елатьмы и Михайлова не обнаружены виды-индексы ни одной из стандартных подзон (*K. obductum* и *K. grossouvrei*). Принадлежность горизонта к подзоне *obductum* определяется по его положению в разрезах Елатьмы и Михайлова: ниже биогоризонта *posterior* в подзоне *Grossouvrei*. Автор биогоризонта *posterior* Дж. Калломон (Callomon, 1964) проводит нижнюю границу подзоны *Grossouvrei* в разрезе под Питерборо по нахождению первого экземпляра *K.(Z.) posterior* (Brinkmann, 1929b; taf. 2, fig. 4; taf. 3, fig. 3; Callomon, 1963, pl.1, fig. N), поэтому любой биостратон зоны *Coronatum*, располагающийся ниже первого появления указанного вида, не должен входить в подзону *Grossouvrei*.

#### Подзона **GROSSOUVREI** Callomon, 1955

= *Kosmoceras obductum* (Zone): Brinkmann, 1929b (pars).  
= *Kosmoceras (Zugokosmoceras) grossouvrei* (Subzone): Callomon, 1955.  
= *Kosmoceras grossouvrei* (sous-zone): Tintant, 1963.  
= *Kosmoceras grossouvrei* (Subzone, подзона): Callomon, 1964; Cariou et al., 1967; Callomon, 1968; Mangold, 1971; Lange, 1973; Callomon et al., 1987; Cox, 1988; Mönning, 1989, 1993; Thierry et al., 1997; Киселев, 1999; 2001; Kiselev, Rogov, 2018.

**Категория.** Биостратон основной шкалы среднего келловоя Западной Европы и Европейской России.

**Вид-индекс.** *Kosmoceras (Zugokosmoceras) grossouvrei* Douville, 1915. Лектотип изображен в работе Ф. Дувийе (Douville, 1915, табл. 12, фиг. 1).

**Стратотип.** Peterborough (слои 17a-22c, 561-1093 см. [Callomon, 1964, 1968]), Cambridgeshire, Англия.

**Объем.** 2 биогоризонта *posterior* и *grossouvrei*.

**Распространение.** В России: Центральная Россия, бассейн р. Печоры. За пределами России: Англия (Йоркшир), Франция, Швейцария (Herznach), Польша, Грузия.

### биогоризонт *posterior* Callomon, 1964

- = *Kosmoceras obductum-Posterior* (horizon): Callomon, 1964, p. 280; Thierry et al., 1997, p. 70.
- = *Kosmoceras posterior* (биогоризонт; biohorizon): Киселев, 2001; Kiselev, Rogov, 2018.
- = *Kosmoceras obductum posterior* (biohorizonte): Mönning et al., 2018.

**Категория.** Биостратон основной шкалы среднего келловея Западной Европы и Европейской России.

**Стратотип.** Peterborough (561-864 см [Callomon, 1964, 1968]), Cambridgeshire, Англия.

**Вид-индекс.** *Kosmoceras (Zugokosmoceras) posterior* Brinkmann, 1929. Голотип изображен в работе Р. Бринкманна (Brinkmann, 1929b, табл. 2, фиг. 4). Англия, Питерборо, 560 см.

**Аммониты.** *Erymnoceras doliforme* (Roman), *Kosmoceras (Zugokosmoceras) posterior* Brinkmann, *K.(Kosmoceras) pseudogrossouvrei* Tint., *K.(K.) cf. bigoti* Douv., *Gulielmiceras (Spinikosmoceras) castor* (Rein.), *G.(S.) pollux* (Rein.), *G.(Gulielmiceras) robustum* (Tint.), *G.(G.) fasciculatum* (Tint.), *Longaeviceras alpha* Kiselev, *C.(Bryocadoceras) vetulum* Kiselev, *C.(Eichwaldiceras) sp.*, *Pseudocadoceras meledinae* Kiselev, *Ps. (Percacosticeras) callomoni* Kiselev, *Ps. gulyaevi* Kiselev, *Ps.(Novocadoceras) diffusum* Kiselev, *Binatisphinctes fluctuosus* (Pratt), *Okaites comptoni rossicus* (Siem.), *O. mosquensis* (Fisch.), *Alcidia sp.*, *Zieteniceras rarecostatum* Rogov, *Brightia (Brightia) eccentrica* Rogov, *B. (B.) progzhellensis* Rogov, *B.(B.) mangoldi* (Lom.), *Orbignyiceras orbignyi* (Tsyт.), *O. lonsdalii* (Pratt), *Lunuloceras fallax* (Zeiss), *Rossienceras rossense* (Teiss.).

**Местонахождения.** 1) р. Унжа, д. Бурдово (слой 2 в [Киселев, 2001]); 2) р. Ока у г. Елатьмы (слой 9); 3) г. Михайлов (разрезы Михайловцемент I, слой 7а, Михаловцемент II, слой 4а; Михайлов-Горенка, слой 9); 4) Нижегородская обл., с. Ужовка (предположительно); 5) р. Ока, пос. Алпатьево (предположительно в кровле слоя 10); 6) Москва-Сити (кровля слоя 2).

### биогоризонт *grossouvrei* Callomon, 1964

- = *Kosmoceras zugium* (hemera): Buckman, 1923
- = *Kosmoceras grossouvrei* (horizon): Callomon, 1964; Thierry et al., 1997
- = *Kosmoceras grossouvrei* (биогоризонт, biohorizon): Киселев, 2001; Kiselev, Rogov, 2018
- = *Kosmoceras zugium* (biohorizonte): Mönning et al., 2018

**Категория.** Биостратон основной шкалы среднего келловея Западной Европы и Европейской России.

**Вид-индекс.** Тот же, что и для подзоны в целом.

**Стратотип.** Peterborough (864-1093 см [Callomon, 1964, 1968]), Cambridgeshire, Англия.

**Аммониты.** *Erymnoceras doliforme* (Roman), *Kosmoceras* (*Zugokosmoceras*) *grossouvrei* (Buckm.), *K.*(*Kosmoceras*) *aff. pollucinum* (Teiss.), *Gulielmiceras* (*Spinikosmoceras*) *aculeatum* (Eichw.), *Funiferites allae allae* Kiselev, *C.* (*Eichwaldiceras*) *intermedium* Kiselev, *Pseudocadoceras* *aff. primigenium* (Par. et Bon.), *Binatisphinctes fluctuosus* (Pratt), *Rossienceras* *cf. rossiense* (Teiss), *Putealicerias virile* (Zeiss), *P. mangoldi* (Lominadze), *Brightia* (*B.*) *pseudocracoviense* (Tsytovitch), *B.* (*B.*) *aff. progzhellensis* Rogov, *B.* (*B.*) *cf. subinvoluta* (Bonar.), *Zieteniceras rarecostatum* Rogov, *Orbignyiceras orbignyi* (Tsyt.), *O.* *cf. michailowense* (Zeiss), *O. lonsdalii* (Pratt), *Brightia* (*B.*) *brightii* (Pratt), *B.* (*B.*) *rectocostata* (Buckm.), *B.* (*B.*) *salvadori* (Par. et Bon.), *Lunuloceras fallax* (Zeiss), *L. sinuicostatum* (Zeiss).

**Местонахождения.** 1) р. Ока у г. Елатьмы (слой 10); 2) г. Михайлов (разрез Михайловцемент I, слой 7б, Михайловцемент II, слой 4, 40-80 см выше подошвы; Михайлов-Горенка, слой 10b); 3) р. Ока, пос. Алпатьево (верхние 0,05 м слоя 10); 4) Москва-Сити (слой 3).

#### Зона **STENOLOBUM** Zakharov et al., 2005; Repin, 2005

- = *Cadoceras milashevici* (Zone, зона), pars: Sachs, 1962; Сакс и др., 1970.
- = *Rondiceras milashevici* и *Erymnoceras* sp. (слои с...), pars: Меледина, 1973; 1976; 1977; 1994.
- = *Longaeviceras stenolobum* (зона): Захаров и др., 2005; Zakharov, Rogov, 2014.
- = *Rondiceras stenolobum* (зона): Репин, 2005; 2007; Репин и др., 2006.
- = *Longaeviceras?* *stenolobum* и *Stenocadoceras* ex gr. *multicostatum* (слои с...): Князев и др., 2011.
- = *Rondiceras* (?) *stenolobum* и *Stenocadoceras* (слои с...): Шурыгин и др., 2011.
- = *Rondiceras?* *stenolobum* (зона): Никитенко и др., 2013.
- = *Rondiceras nikolaevi*, *Stenocadoceras stenoloboide* (зона): Князев и др., 2020.
- ?= *Eboraceras subordinarium* (слои с...) pars.: Сакс и др., 1972; Князев и др., 1973.
- ?= *Eboraceras subordinarium* (зона) pars.: Меледина, 1976; 1977; 1994; Князев и др., 2002; Шурыгин и др., 2011; Никитенко и др., 2013.
- ?= *Dolganites sibiricum* (зона): Репин, 2005; Репин и др., 2006.

**Категория.** Биостратон основной шкалы среднего келловея Северной Сибири; альтернативной шкалы келловея Европейской России и аммонитовой шкалы Бореального (Арктического) стандарта.

**Вид-индекс.** *Longaeviceras stenolobum* (Keys.) emend. (Nik.) (лектотип: Keyserling, 1846, табл. 22, фиг. 13, 14; Киселев, 2006, табл. 4, фиг. 1, 2; экз. № 343/46, Горный Музей). Республика Коми, р. Сысола, с. Вотча. Средний келловей.

**Стратотип.** Единого стратотипа зоны не существует. В Северной Сибири предложен разрез на о-ве Бол. Бегичев - обн. 503, слой 8 (Князев и др., 2020). В Европейской России выделение зоны *Stenolobum* избыточно, тем не менее, разрез, подходящий на роль стратотипа, может быть установлен на р. Сысола у с. Вотча. В настоящее время он рассматривается как стратотип только биогоризонта *stenolobum*.

**Объем:** в Северной Сибири два биогоризонта: *Longaeviceras stenlobum* и *Cadoceras innocentii*. В остальных регионах Арктической области можно установить только один биогоризонт *stenlobum*.

**Аммониты.** В Северной Сибири: вид-индекс, *Cadoceras nikolaevi* Bodyl., *C. taimyrense* (Meledina), *C. cf./aff. taimyrense* (Meledina), *C. innocentii* Bodyl., *Cadoceras cf. innocentii* Bodyl., *C. cf. kialagvikense* Imlay, *Stenocadoceras multicoatum* (Imlay), *?Dolganites cf. sibiricus* Repin, *Pseudocadoceras parvulum* (Meledina), *Ps. sp., aff. chinitnense* Imlay, *Percacosticeras* ex gr. *novosemelicum* (Bodyl.).

**Замечания.** 1. Возможность выделения в Северной Сибири зоны или слоев с *Longaeviceras stenlobum* предполагалась давно (Месежников, Шульгина, 1972, с. 318): "Недостаточно изучены и верхнекелловейские отложения (возможно, нижняя их часть с *Cadoceras stenlobum* заслуживает выделения в самостоятельную зону, сопоставимую с зоной *Peltoceras athleta*)." Интервал с *L. stenlobum* первоначально был выявлен в разрезах побережья Восточного Таймыра (Басов и др., 1963; Каплан и др, 1974), но первоначально эти слои относились к верхнему келловю. Зона *Stenlobum* была выделена в верхней части среднего келловя одновременно и независимо в одном и том же сборнике в различных статьях, где были предложены новые версии Бореального (Арктического) зонального стандарта (Захаров и др, 2005; Репин, 2005). Соответственно, первоначально зона *Stenlobum* рассматривалась как зона стандартной шкалы палеобиогеографической области, и только в последнее время она стала использоваться как зона региональной шкалы среднего келловя Северной Сибири. Авторство зоны *Stenlobum* принадлежит авторам обеих статей (что и отражено в названии).

2. За последнее время было предложено несколько вариантов зонального деления среднего келловя в Сибири, при этом в разных работах для одних и тех же слоев или стратиграфических интервалов были выделено три эквивалентных биостратона с различными названиями (**рис. 2.5.2**, синонимика). В первых двух вариантах *L. stenlobum* еще являлся их видом-индексом, но впоследствии он был заменен другими видами (в последнем варианте - зона *R. nikolaevi*, *S. stenloboide*). Как показано выше, неустойчивость номенклатуры сибирских зон обусловлена трудностью диагностики келловейских кардиоцератид, вследствие чего один и тот же экземпляр может определяться по-разному в различных работах. Несмотря на редкую встречаемость *L. stenlobum* действительно присутствует в разрезах о. Большой Бегичев и Восточного Таймыра (см. выше). Его широкое географическое распространение и надежная привязка к стандартным европейским зонам делает этот вид наилучшим маркером возраста по сравнению с другими видами, предложенными в качестве зональных индексов.

**Распространение.** Зона установлена в Северной Сибири (Большой Бегичев, Восточный Таймыр [р. Чернохребетная] и Оленекская протока), Земле Франца-Иосифа и бассейне р. Печоры (Репин, 2005; 2006; 2007). По виду-индексу зона может быть установлена в центральной части Европейской России.

**Корреляция.** Эквивалент зоны *Coronatum* Европейской России и зоны *Stenoloboide* Южной Аляски и Британской Колумбии.

#### биогоризонт *praestenolobum* Kiselev, 2005

= *Longaeviceras praestenolobum* (биогоризонт): Киселев, 2005, 2006

**Категория.** Биостратон альтернативной шкалы келловея Европейской России и аммонитовой шкалы Бореального (Арктического) стандарта.

**Стратотип.** Разрез на р. Сысола у с. Вотча (1) в слое 8.

**Вид-индекс.** *Longaeviceras praestenolobum* Kiselev et Meledina (голотип: Киселев, Меледина, 2004, табл. 2, фиг. 1-4. Разрез у с. Вотча (1), слой 8. Средний келловей, зона *Coronatum*, биогоризонт *praestenolobum*).

**Местонахождения.** 1) с. Вотча, р. Сысола, разрез Северный (1), слой 8; 2) г. Елатьма, р. Ока, слой 8а (сконденсированные песчанистые конкреции, по [Киселев, 2001]); 3) р. Сухая Песчанка (Оренбургская обл.).

**Аммониты.** *Longaeviceras praestenolobum* Kiselev et Meledina, *Pseudocadoceras* (*Platylongoceras*) *macellum* Kiselev, *Erymnoceras coronatum* (Brug.), *Kosmoceras* (*Gulielmites*) *obductum* (Buckm.), *K.* (*Kosmoceras*) *tschernischevi* Nik. (в Киселев, 2001, табл. 6, фиг. 8, 9), *Gulielmiceras* (*Gulielmiceras*) cf. *complanatum* (Tint.), *Gul.* (*Spinikosmoceras*) *castor* (Rein.), *Choffatia pseudofunata* (Teiss.) (в Киселев, 2001, табл. 8, фиг. 7, 8), *Indosphinctes abichi* (Neum.).

**Корреляция.** Соответствует нижней части биогоризонта *Obductum* Центральной России.

**Распространение.** Европейская Россия: бассейн р. Сысолы, Рязанская и Оренбургская области Европейской России.

#### биогоризонт *stenolobum* Kiselev, 2005, 2006

= *Longaeviceras stenolobum* (биогоризонт): Киселев, 2005; 2006.

**Категория.** Биостратон основной шкалы среднего келловея Северной Сибири, альтернативной шкалы среднего келловея Европейской России и аммонитовой шкалы Бореального (Арктического) стандарта.

**Вид-индекс** как и для зоны в целом.

**Стратотип.** Разрез на р. Сысола у с. Вотча, слой 5 (южный разрез) и слой 9 (северный) (по Киселев, 2006).

**Аммониты:** Европейская Россия: вид-индекс, *Cadoceras* (*Eichwaldiceras*) *carinatifforme* Kiselev, *C.* (?*Dolganites*) cf. *schumarovi* (Nik.), *Pseudocadoceras* (*Platylongoceras*) *macellum* Kiselev, *Ps.* (*Costacadoceras*) *laminatum* Buckm, *Ps.* (*Novocadoceras*) cf. *suraense* (Sas.), *Kosmoceras* (*Gulielmites*) *obductum* (Buckm.), *K.* (*Zugokosmoceras*) *effulgens* (Buckm.), *K.* (*Z.*) *crassum* Tint., *K.* (*Kosmoceras*) *pollucinum* Teis., *Gulielmiceras* (*Spinikosmoceras*) *castor* (Rein.), *Gul.* (*S.*) *pollux* (Rein.), *Gul.* (*S.*) *fuchsi* (Neum.), *Gul.* (*Gulielmiceras*) cf. *robustum* Tint., *Erymnoceras coronatum* (Brug.), *Rollierites renardi* (Nik.), *Okaites mosquensis* (Fisch.), *Grossouvria nikitini* (Par. et Bon.), *Brightia* cf. *gzhellensis* Rogov, *Orbignyiceras* cf. *lunuloides* (Kilian).

**Северная Сибирь:** вид-индекс, *Cadoceras nikolaevi* Bodyl., *C. taimyrense* (Meledina), *C.* cf./aff. *taimyrense* (Meledina), *C.* cf. *kialagvikense* Imlay, *Stenocadoceras multicostatum* (Imlay), ?*Dolganites* cf. *sibiricus* Repin, *Pseudocadoceras parvulum* (Meledina), *Ps.* sp., aff. *chinitnense* Imlay, *Percacosticeras* ex gr. *novosemelicum* (Bodyl.).

**Местонахождения.** В Европейской России: 1) р. Сысола, разрез Вотча (1), слой 9, разрез Вотча (2), слой 5; 2) р. Ока, г. Елатьма, слой 8б (мергельный матрикс конкреций, по Киселев, 2001); 3) пос. Ужовка (Нижегородская обл.); 4) р. Унжа, с. Половчиново (Костромская обл.); 5) р. Унжа, разрезы сс. Бурдово-Илешево (Костромская обл.). В Северной Сибири: 1) о. Большой Бегичев, слой 8; 2) В. Таймыр, р. Чернохребетная - обн. 1, слои 1-2; обн. 4, слой 2; обн. 5, слой 2; ) Оленекская протока, кровля слоя 5.

**Распространение.** Северная Сибирь, Европейская Россия, Западная Европа .

**Корреляция.** Средний келловей, соответствует верхней части биогоризонта *obductum* и биогоризонту *crassum*, выделенным в Центральной России в подзоне *Obductum* (Киселев, 2001).

### биогоризонт *alpha* Kiselev, 2005

= *Longaeviceras alpha* (биогоризонт): Киселев, 2005.

**Категория.** Биостратон альтернативной шкалы среднего келловей Европейской России и аммонитовой шкалы Бореального (Арктического) стандарта.

**Вид-индекс.** *Longaeviceras alpha* Kiselev (голотип: Киселев 2001, табл. 10, фиг. 1, 2. Костромская область, Кологривский район, правый берег р. Унжи у д. Бурдово. Средний келловей, зона *Coronatum*, подзона *Grossouvrei*, горизонт *posterior*).

**Стратотип.** Разрез на р. Унжа у д. Бурдово в слое 2 (по Киселев 2001).

**Аммониты.** Европейская Россия: вид-индекс, *C. (Protolongaeviceras.) cf. pomeroyense* (Iml.), *Ps. tribulatum* Kiselev, *Ps. callomoni* Kiselev, *Ps. diffusum* Kiselev, *Kosmoceras (Zugokosmoceras) grossouvrei* Douv., *Kos. (Z.) posterior* Brink., *Kos. (Kos.) pseudogrossouvrei* Tint., *Gulielmiceras (Spinikosmoceras) castor* (Rein.), *Gul. (Sp.) pollux* (Rein.), *Gul. (Gul.) robustum* (Tint.), *Gul. (Gul.) fasciculatum* (Tint.), *Erymnoceras doliforme* (Roman), *Bin. fluctuosus* (Pratt), *O. comptoni rossicus* (Siem.), *O. ex gr. mosquensis* (Fisch.); Новая Земля (из валунов, предположительно): *Ps. (Per.) callomoni* Kiselev, *Ps. (N.) novosemelicum* (Bodyl.); Франция (Безансон): вид-индекс, Hecticoceratidae, *Erymnoceras*, Reineckeidae и др. (Borquin, Contini, 1969).

**Корреляция.** В Европейской России соответствует подзоне Grossouvrei в полном объеме.

#### биогоризонт *innocentii* nov.

**Категория.** Биостратон основной шкалы среднего келловея Северной Сибири.

**Вид-индекс.** *Cadoceras (Protolongaeviceras) innocentii* (Bodyl.) (голотип: Бодылевский, 1960, табл. V, фиг. 2. Оленекская протока, средний келловей).

**Стратотип.** Северная Сибирь, Оленекская протока, слой 6.

**Аммониты:** вид-индекс, *Cadoceras cf. innocentii* Bodyl., *Longaeviceras* spp. juv., *Percacosticeras novosemelicum* (Bodyl.), ?*Percacosticeras aff. parvulum* Meled.

**Распространение.** Биогоризонт выделяется только на Оленекской протоке.

**Замечания.** В стратотипическом разрезе биогоризонт *innocentii* залегает непосредственно на биогоризонте *stenolobum*. Бодылевский, автор вида-индекса, полагал, что *C. innocentii* происходит из верхнего келловея, поскольку найден в тех же слоях, что и *Percacosticeras novosemelicum* (Bodyl.) (= *Longaeviceras novosemelicum* Bodyl., Бодылевский, 1960, табл. X, фиг. 5). Возраст последнего он считал заведомо верхнекелловейским. Между тем, выше показано, что этот вид характерен и для биогоризонта *stenolobum*, поэтому не может рассматриваться как присущий только верхнему келловею. В комплексе кардиоцератид биогоризонта не встречено типичных представителей зоны Nikitini, поэтому он рассматривается в объеме зоны Stenolobum.

**Корреляция.** По положению соответствует верхней части зоны Coronatum, подзоне Grossouvrei Европейской России.



**ВЕРХНИЙ КЕЛЛОВЕЙ**  
**Зона ATHLETA Orbigny, 1852**  
**Подзона PHAEINUM Callomon 1968**

= Elizabethae Zone: Neaverson, 1925.  
= Lower P. athleta Zone : Callomon, 1968.  
= Phaeinum (Subzone, подзона): Callomon, Sykes, 1980; Меледина, 1987; Сох, 1988; Callomon, Wright; 1989; Mönnig, 1993; Репин, Рашван, 1996; Thierry et al., 1997; Киселев, 1999; 2001; Kiselev, Rogov, 2018

**Категория.** Биостратон основной шкалы верхнего келловей Западной Европы и Европейской России.

**Вид-индекс.** *Kosmoceras (Zugokosmoceras) phaeinum* (Buckman, 1924) (голотип: Buckman, 1924, табл. CDXC. Англия, Wiltshire, Christian Malford. Свита Oxford Clay).

**Стратотип.** Calvert (Buckinghamshire, Англия). Свита Oxford Clay, слои 10-12 (Callomon, Sykes, 1980).

**Объем.** В Европейской России подзона включает 2 биогоризонта *phaeinum* (основной шкалы) и *allae allae* (параллельный). В Англии в подзоне установлен единственный биогоризонт *phaeinum*. В Южной Германии (Швабии) выделено два биогоризонта *aculeatum/balticum* и *berkhemeri*, виды-индексы которых принадлежат к родам разных семейств (*Kosmoceras* и *Peltoceras*).

**Распространение.** Центральная Россия, Литва, Англия, Франция, Германия, Восточная Гренландия (Callomon, 1993).

**биогоризонт *phaeinum* Callomon 1968**

= *Hoplikosmokeras hoplistes* (hemera): Buckman, 1924.  
= *Spinikosmokeras acutistriatum* (hemera): Buckman, 1924.  
= *Kosmoceras zugium interpositum* (horizon): Tintant, 1963.  
= *Kosmoceras phaeinum* (biohorizon): Kiselev, Rogov, 2018

**Категория.** Биостратон основной шкалы верхнего келловей Западной Европы и Европейской России.

**Вид-индекс, стратотип, распространение** как и у всей подзоны.

**Аммониты:** В *Европейской России* *Kosmoceras (Zugokosmoceras) phaeinum* (Buckman), *K. (Z.) cf. zugium* (Buckm.), *K. (K.) fibuliferum* (Buckm.), *K.(K.) gemmatum* (Phill.), *Gulielmiceras (Spinikosmoceras) acutistriatum* (Buckm.), *G. (S.) rimosum* (Quenst.), *G.(S.) aculeatum* (Eichw.), *G. (S.) cf. ornatum* (Schlot.) emend. (Brinkm.), *Funiferites allae allae* (Kiselev), *Pseudopeltoceras chauvinianum* (Orb.), *Binatisphinctes fluctuosus* (Pratt), *Okaites comptoni comptoni* (Pratt), *Okaites mosquensis* (Fisch.), *Brightia (Brightia) progzhellensis* Rogov, *Brightia (Brightia) subinvoluta* (Bonar.), *B. (B.) brightii* (Pratt), *Brightia*



(*Brightia lominadzei* Rogov, *Orbignyceras pseudopunctatum* (Lahusen), *O. lonsdalii* (Pratt), *O. cf. michailowense* (Zeiss).

В **Англии** (Callomon, Sykes, 1980, p. 46) по обилию космоцератид комплекс аммонитов во многом близок среднерусскому: *K. phaeinum* (Buckman), *K. gemmatum* (Phillips), *G. (G.) rimosum* (Quenstedt), *G. (S.) acutistriatum* (Buckman), *G. (S.) aculeatum* (Eichwald), *G. (S.) ornatum* (Reinecke), *Binatisphinctes comptoni* (Pratt), *B. fluctuosus* (Pratt), *Orbignyceras lonsdalii* (Pratt), *Brightia (B.) brightii* (Pratt), *B. (B.) rectocostata* (Buckm.).

**Местонахождения.** 1) р. Унжа, д. Бурдово (слой 3); 2) р. Ока у г. Елатьмы (слой 11); 3) г. Михайлов (Михайловцемент I, слой 7с; Михайловцемент II, слой 4, интервал 350-400 см выше подошвы; Михайлов-Горенка, слой 10b[кровля], 10с[подошва]); 4) р. Ока, с. Алпатьево (в переотложенных конкрециях); 5) д. Дядьково, кровля слоя 4; 6) р. Сысола, с. Вотча (в переотложенных конкрециях).

**Замечания.** Несмотря на то, что биогоризонт *phaeinum* является младшим синонимом ранее выделенных стратиграфически эквивалентных горизонтов (см. синонимику), его название используется как единственное валидное. Это связано со следующими причинами: 1) Вид-индекс *Hopliskosmokeras hoplistes* Buckman, 1924 (pl. 488) рассматривается как младший синоним *K. (K.) gemmatum* (Phill.) (неотип No. J. 4822, Arkell, 1939, p. 189, fig. 4), поэтому является невалидным. Замена названия биогоризонта *hoplistes* на *gemmatum* с сохранением первоначального авторства так же невозможно, поскольку стратиграфическое распространение вида *K. gemmatum* существенно шире (см. выше), чем биогоризонта *phaeinum* 2) Использование названия *acutistriatum* проблематично, поскольку видовой комплекс аммонитов гемеры *acutistriatum*, приведенный Бакменом (Buckman, 1928, p. 28) отличается от такового биогоризонта *phaeinum* и скорее соответствует биогоризонту *obductum* 3) Горизонт *K. zugium interpositum*, выделенный Тентаном, не применим по множеству причин. С одной стороны, виды *Zugokosmokeras zugium* Buckm. (голотип: Buckman, 1923, pl. 389) и *Z. interpositum* Buckm. (голотип: Buckman, 1923, pl. 419) по нашему мнению являются младшими синонимами вида *K. grossouvrei* Douv. (голотип: Douville, 1915, p. 37, pl. XII, fig. 3,3a). С другой стороны сам Г. Тентан поместил этот горизонт в подзону *Grossouvrei*, поэтому, скорее всего она должна соответствовать биогоризонту *grossouvrei*. Тем не менее, в видовом комплексе горизонта *K. zugium interpositum* Тентаном указывается вид *Kosmoceras phaeinum*, экземпляры которого так и не были изображены в его работе. Столь противоречивая характеристика этого горизонта не позволяет его использовать вместо биогоризонта *phaeinum*.

### биогоризонт *allae allae* Kiselev et al., 2003

= *Funiferites allae allae* (биогоризонт, biohorizon): Киселев и др., 2003; Киселев, Рогов, 2005; Kiselev, Rogov, 2018.

**Категория.** Биостратон основной шкалы верхнего келловея Европейской России.

**Вид-индекс.** *Funiferites allae allae* (Kiselev). (голотип: Киселев, 1999, табл. 3, фиг. 1-3, средний келловей (верхняя часть подзоны *Grossouvrei*) разреза у г. Михайлов [Михайловцемент I, нижняя часть слоя 7]).

**Стратотип.** Михайлов (Рязанская обл.), Михайловцемент I, слой 7, 100-400 см выше подошвы.

**Аммониты:** вид-индекс, *Kosmoceras (Zugokosmoceras) grossouvrei* Douv., *K. (Z.) phaeinum* (Buckm.) *K. (Kosmoceras) fibuliferum* Buckm., *K. (K.) cf. gemmatum* (Phill.), *Gulielmiceras (Spinikosmoceras) aculeatum* (Eichw.), *G. (S.) cf. ornatum* (Schlot.) emend. (Brinkm.), *Binatisphinctes fluctuosus* Buckm., *Okaites comptoni comptoni* (Pratt), *Rossienceras cf. rossiense* (Teiss), *Putealicerias virile* (Zeiss), *P. mangoldi* (Lominadze), *Brightia (B.) progzhellensis* Rogov, *B. (B.) lominadzei* Rogov, *B. (B.) pseudocracoviense* (Tsyrovitch), *B. (B.) subinvoluta* (Bonar.), *B. (B.) brightii* (Pratt), *Zieteniceras rarecostatum* Rogov, *Orbignyiceras orbignyi* (Tsyv.), *O. lonsdalii* (Pratt), *O. michailowense* (Zeiss), *L. fallax* (Zeiss), *L. sinuicostatum* (Zeiss).

**Корреляция.** Верхняя часть биогоризонта *Grossouvrei* – подзона *Phaeinum* стандартной шкалы.

**Местонахождения.** 1) 1) р. Унжа, д. Бурдово (слой 3); 2) р. Ока у г. Елатьмы (слой 11); 3) г. Михайлов (Михайловцемент I, слой 7, 100-400 см выше подошвы; Михайловцемент II, слой 4, интервал 350-400 см выше подошвы; Михайлов-Горенка, слой 10а-с[0-270 см выше подошвы]); 4) р. Сысола, с. Вотча (в переотложенных конкрециях).

**Распространение.** Центральная Россия (Рязанская, Московская и Костромская обл.), респ. Коми (бассейны р. Сысолы и р. Уса), (?) Прибалтика (Литва, Попеляны).

### Подзона PRONIAE Brinkmann, 1929 emend. Callomon 1968

= *Kosmoceras duncani*-zone: Neaverson, 1925.  
= *Kosmoceras proniae* (Zone): Brinkmann, 1929b.  
= *Middle P. athleta* (Zone): Callomon, 1968.  
= *Kosmoceras proniae* (Subzone, подзона): Callomon, Sykes, 1980; Меледина, 1987; Сох, 1988; Callomon, Wright, 1989; Mönnig, 1989; Mönnig, 1993; Репин, Рашван, 1996; Thierry et al., 1997; Киселев, 2001; Киселев, Рогов, 2005; Kiselev, Rogov, 2018.

**Категория.** Биостратон основной шкалы верхнего келловея Западной Европы, Европейской России, северной части Туранской плиты и Северного Кавказа.

**Вид-индекс.** *Kosmoceras (Lobokosmoceras) proniae* Teisseyre (лектотип (Brinkmann, 1929a): Teisseyre, 1884, табл. III, фиг. 15, верхний келловой бассейна р. Прони, Рязанская обл.).

**Стратотип.** Calvert (Buckinghamshire, Англия). Свита Oxford Clay, слои 13 a-b (Callomon, Sykes, 1980).

**Объем.** 5 биогоризонтов в Европейской России, из которых два выделено по распространению видов космоцератид – *proniae* и *rowlstonense*, три – по кардиоцератидам - *allae compressum*, *patruus*, *funiferus*. Из космоцерасовых биогоризонтов первый выделен в Англии. Биогоризонт *Rowlstonense* установлен впервые по виду-индексу, принадлежащему той же филогенетической линии, что и *Kosmoceras proniae*. В Юго-Западной Германии в подзоне намечена последовательность из 3 биогоризонтов *Complanatoides*, “*Evexa*” $\alpha$ , “*Evexa*” $\beta$ , выделенных Г. Дитлом (Thierry et al., 1997 – биогоризонты упомянуты в работе на основании неопубликованных данных Дитля, но формально не описаны) по оппелиидам (*Distichoceras*) и перисфинктацеям (*Grossouvria*).

**Замечания.** Впервые возможность выделения нескольких космоцерасовых биогоризонтов в подзоне *Proniae* наметил Бринкманн (Brinkmann, 1923, 1927, 1929), который привел последовательность космоцератид разрезов Попелян, показав, в частности, что виды *K. proniae* и *K. rowlstonense* совместно не встречаются. Аналогичные результаты приведены в статье Кэлломона и Райта (Callomon, Wright, 1989, с. 802). Ими описана последовательность аммонитовых комплексов в нижней части свиты Hackness Rock, которая представлена двумя пачками железистооолитовых пород, соответствующих верхней части подзоны *Phaeinum*, подзоне *Proniae* и нижней части подзоны *Spinosum*. Нижняя пачка отделена от верхней перерывом, который проходит в средней части подзоны *Proniae*. Нижняя пачка содержит *K. gemmatum*, *K. proniae*, *K. duncani*, *P. athleta*, верхняя - *K. rowlstonense*, *K. rimosum*, *K. spinosum*. На основании этой последовательности Кэлломоном и Райтом предполагалась возможность выделения двух биогоризонтов, но было отмечено, что «в настоящее время отделить эти два горизонта в поле не представляется возможным».

В разрезах Центральной России достаточно отчетливо прослежено дискретное по вертикали распространение видов *K. proniae* и *K. rowlstonense* - двух сегментов эволюционной последовательности «грацильных космоцерасов». На основании этого в подзоне выделяется два соответствующих биогоризонта *proniae* и *rowlstonense*, из которых первый выделен в Англии, а второй выделяется впервые.

**Распространение.** Европейская Россия, Англия, Франция, Германия, Польша, Прибалтика, Северный Кавказ.

### биогоризонт *proniae* Buckman, 1923

= *Lobokosmokeras proniae* (hemera): Buckman, 1923; 1928.  
= *Kosmoceras proniae* (horizon): Thierry et al., 1997.  
= *Kosmoceras proniae* (биогоризонт, biohorizon): Киселев и др., 2003; Киселев, Рогов, 2005; Kiselev, Rogov, 2018.

**Категория.** Биостратон основной шкалы верхнего келловея Западной Европы, Европейской России, северной части Туранской плиты и Северного Кавказа.

**Вид-индекс** тот же, что и у подзоны.

**Стратотип.** Тот же, что и для подзоны.

**Аммониты:** В *Европейской России* - *Kosmoceras (Lobokosmoceras) proniae* Teiss., *K. (Kosmoceras) gemmatum* Phill., *K. (K.) gracile* Kopik, *Gulielmiceras* cf. *ornatum* (Rein.), *Funiferites patruus* (Eichw.) emend. (Nik.), *F. allae compressum* Kiselev, *Cadoceras (Eichwaldiceras) intermedium* Kiselev, *Pseudocadoceras* sp. nov., *Pseudopeltoceras* sp., *Peltoceras athleta* (Phillips), *Binatisphinctes* ex gr. *binatus* (Leckenby), *B. welschi* Gerard et Contaut), *Okaites comptoni rossicus* (Siem.), *Orbignyiceras lonsdalii* (Pratt), *O. diversicostatum* (Ger. et Cont.), *Brightia (Brightia) progzhellensis* Rogov, *B. (B.)* cf. *subinvoluta* (Bonar.), *B. (B.) lominadzei* Rogov, *B. (B.) pseudocracoviense* (Tsytoivitch), *B. (Glyptia) tenuicostata* Rogov.

В *Англии* (Callomon, Sykes, 1980, p. 46) преобладают бореальные таксоны – *K. (L.) proniae* Teisseyre, *K. (L.) rowlstonense* (Young & Bird), *K. duncani* (Sowerby), *K. (K.) bigoti* (Douville), *K. (K.)* aff. *spinosum* (Sow.), *Gulielmiceras*, *(G.) rimosum* (Quenstedt), *Longaeviceras placenta* (Leckenby), *Longaeviceras* spp., *Peltoceras athleta* (Phillips), *Peltoceras* spp.

Во *Франции (Юра)* данному биогоризонту соответствует фауна 6 (Mangold, 1967, p. 685), характеризующаяся преобладанием тетических таксонов – *K. (L.) proniae* (Teiss.), *K. (K.)* spp., *Orbignyiceras trezeense* (Ger. et Cont.), *Alcidia* cf. *diversicostata* (Gér. et Cont.), *Taramelliceras* ex gr. *suevicum* (Opp.), *Collotia angustilobata* (Brasil), *Collatia* sp., *Collotites* sp., *Choffatia* gr. *evoluta* (Neum.), *Subgrossouvria arion* (Opp.), *Orionoides indicus* Spath, *O. lanquinei* Gér. et Cont., *O. termieri* Gér. et Cont., *Grossouvria* cf. *variabilis* (Lah.), *G. sulcitera* (Opp.), *Binatisphinctes* sp., *Peltoceras athleta* (Phill.), *P. trifidum* (Qu.), *Pseudopeltoceras* cf. *chauvinianum* (Orb.), *Ps. rollieri* (Jeannet), *Ps.* cf. *retrorsum* Spath, *Ps. leckenbyi* (Bean), *Euaspidoceras* sp., *Rursiceras* sp.

### биогоризонт *rowlstonense* Kiselev & Rogov, 2005

= *Kosmoceras rowlstonense* (биогоризонт, biohorizon): Киселев, Рогов, 2005; Kiselev, Rogov, 2018.

**Категория.** Биостратон основной шкалы верхнего келловея Западной Европы и Европейской России.

**Вид-индекс.** *Kosmoceras (Lobokosmoceras) rowlstonense* (Young et Bird). (неотип: Callomon, Wright, 1989, табл. 96, фиг. 4. Castle Hill, Scarborough (Англия), свита Hackness Rock).

**Стратотип.** Михайлов (Рязанская обл.), Михайловцемент I, слой 8, 180-280 см выше подошвы. Гипостратотип: Scarborough (Yorkshire), Hackness Rock.

**Аммониты:** вид-индекс, *K. (Kosmoceras) cf. rotundum* (Quenst.), *Funiferites funiferus* (Phill.), *F. patruus* (Eichw.), *Pseudopeltoceras aff. leckenbyi* (Bean), *Brightia (Brightia) nodosa* (Quenstedt), *B. (B.) nodosiformis* Rogov, *B. (B.) glypta* (Buckman), *B. (B.) gzhellensis* Rogov, *B. salvadori* (Parona et Bonar.), *B. (Glyptia) tenuicostata* Rogov.

**Местонахождения.** 1) г. Михайлов (Михайловцемент I, слой 8, 180-280 см выше подошвы; Михайловцемент II, слой 5а; Михайлов-Горенка, слой 10с [кровля]-11А.); 2) пос. Пески (слой 1); 3) д. Гурьево (Тульская область, Веневский район), предположительно.

**Корреляция.** см. в подразделе “Kosmoceratidae” раздела “Ammonite stratigraphy” этой статьи.

**Распространение.** Центральная Россия (Михайлов), Англия, Прибалтика (Попеляны), Восточная Гренландия (Milne Land).

#### биогоризонт *allae compressus* Kiselev & Rogov, 2005

= *Funiferites allae* subsp. (биогоризонт): Kiselev et al., 2002; Киселев и др., 2003.

= *Funiferites allae compressum* (биогоризонт, biohorizon): Киселев, Рогов, 2005; Kiselev, Rogov, 2018.

**Категория.** Биостратон основной шкалы верхнего келловея Европейской России.

**Вид-индекс.** *Funiferites allae compressus* Kiselev & Rogov, 2018 (голотип: Kiselev, Rogov, 2018, pl. 5, fig. 4. Карьер Михайловцемент-1, слой 7d, зона Athleta, подзона Proniaе).

**Стратотип.** Михайлов (Рязанская обл.), Михайловцемент I, слой 7d, 400-620 см выше подошвы.

**Аммониты:** вид-индекс, *Kosmoceras proniaе* Teiss., *K. gemmatum* (Phill.), *Gulielmiceras cf. ornatum* (Rein.), *G. aculeatum* (Eichw.), *Pseudopeltoceras aff. chauvinianum* (Orb.), *Vinatiphinctes fluctuosus* Buckm.

**Корреляция.** Соответствует нижней части подзоны Proniaе стандартной шкалы.

**Распространение.** Центральная Россия (Михайлов).

### биогоризонт *patruus* Kiselev et al., 2003

= *Funiferites patruus* (биогоризонт, biohorizon): Киселев и др., 2003, с. 222; Киселев, Рогов, 2005; Kiselev, Rogov, 2018.

**Категория.** Биостратон основной шкалы келловей Европейской России.

**Вид-индекс.** *Funiferites patruus* (Eichw.) emend. (Nik.) (голотип: Eichwald, 1868, табл. 34, фиг. 6. Верхний келловей с. Кольцово, Тверская обл.).

**Стратотип.** Михайловцемент I, слои 7-8, 520-1020 см выше подошвы слоя 7.

**Аммониты:** вид-индекс, *Kosmoceras proniae* Teiss., *K. rowlstonense* (Young et Bird), *K. gemmatum* Phill., *Gulielmiceras cf. ornatum* (Rein.), *G. aculeatum* (Eichw.), *Binatisphinctes fluctuosus* Buckm., *Okaites mosquensis* (Fischer), *Peltoceras athleta* (Phill.), *Orbignyiceras kaspiense* (Repin et Rashvan), *O. diversicostatum* (Gerard et Contaut), *Brightia* (*B.*) *nodosiformis* Rogov, *Sublunuloceras* sp.

**Корреляция.** Соответствует верхней части подзоны Proniae – нижней части подзоны Spinsum стандартной шкалы.

**Местонахождения.** 1) г. Михайлов (карьер «Михайловцемент»); 2) р. Ока, с. Алпатьево (горизонт конкреций оолитового мергеля); 3) д. Пески (слой 1); 3) р. Унжа, д. Бурдово (слой 4).

**Распространение.** Центральная Россия (Рязанская, Московская, Тверская и Костромская области).

### биогоризонт *funiferus* Kiselev et al., 2003

= *Funiferites funiferus* (биогоризонт, biohorizon): Киселев и др., 2003; Киселев, Рогов, 2005; Kiselev, Rogov, 2018.

**Категория.** Биостратон основной шкалы верхнего келловей Европейской России.

**Вид-индекс.** *Funiferites funiferus* (Phillips) (голотип: Phillips, 1829, табл. 6, фиг. 23; Callomon, Wright, 1989, pl. 92, fig. 4. Верхний келловей, зона Athleta Англии, Hackness Rock, Йоркшир.).

**Стратотип.** Михайловцемент I, слой 8 (220 см выше подошвы) и слой 9 (нижний горизонт конкреций).

**Аммониты:** *Funiferites funiferus* (Phillips), *K. rotundum* (Quenst.), *K. rowlstonense* (Young et Bird), *Gulielmiceras ornatum* (Rein.), *Okaites mosquensis* (Fischer), *Peltoceras athleta* (Phill.), *Longaeviceras lahuseni* (Bodyl.), *Brightia* (*Brightia*) *nodosa* (Quen.), *B. (B.) glypta* (Buckm.), *B. (B.) gzhellensis* Rogov.

**Корреляция.** Верхняя часть подзоны Proniae и нижняя часть подзоны Spinsum(=Kuklikum) стандартной шкалы.

**Местонахождения.** 1) г. Михайлов (Михайловцемент I, слой 8 [кровля] и слой 9 [подошва]; Михайловцемент II, слой 5а; Михайлов-Горенка, слой 10 [кровля] и слой 11 [подошва] ; 2) д. Пески (слой 1); 3) карьер у ст. Гжель (Московская область).

**Распространение.** Центральная Россия (Рязанская и Московская области), Англия (Иоркшир), Франция (Нормандия, провинция Кальвадос).

### Подзона KUKLIKUM (Brinkmann, 1929) emend. (Callomon 1968)

- = *Kosmoceras spinosum* (Subzone): Brinkmann, 1929b.
- = Upper P. athleta Zone: Callomon, 1968.
- = *Kosmoceras spinosum* (Subzone, подзона): Callomon, Sykes, 1980, Меледина, 1987; Сох, 1988; Mönnig, 1989; Callomon, Wright; 1989; Mönnig, 1993; Репин, Рашван, 1996; Thierry et al., 1997;
- = “*Spinosum*” (Subzone): Киселев, Рогов, 2005.
- = *Kosmoceras kuklikum* (Subzone): Kiselev, Rogov, 2018.

**Категория.** Биостратон основной шкалы верхнего келловей Западной Европы и Европейской России.

**Вид-индекс.** *Kosmoceras (Lobokosmoceras) kuklikum* (Buckman) (голотип: Buckman, 1926, табл. DCXXVIa, b. Верхний келловей Англии (Оксфорд, свита Oxford Clay).

**Стратотип.** Woodham (Buckinghamshire, Англия). Свита Oxford Clay, слои E-D1.

**Объем.** В Европейской России подзона включает биогоризонт *kuklikum* основной шкалы и биогоризонт *funiferus* альтернативной шкалы. Трехчленное деление подзоны (с названием *Spinosum*) предложено в Южной Германии (Dietl, 1993), где выделено три биогоризонта по тетическим группам аммонитов: *Collotia* (биогоризонт *Fraasi*), *Taramelliceras* (биогоризонты *Prorsosinuatum* и *Punctulatum*).

**Замечания.** Подзона Kuklikum представлена специфическими комплексами аммонитов, как в России, так и в Западной Европе, поэтому самостоятельность этого стратиграфического подразделения не вызывает сомнения. Тем не менее, определение границ подзоны осложнено рядом вопросов, связанных с неоднозначностью её вида-индекса.

Представляется неоправданным использование в качестве индекса этой подзоны вид *Kosmoceras spinosum*. По данным английских авторов (см. синонимику) этот вид в английских разрезах имеет широкое распространение, встречаясь как в верхней части зоны Athleta, так и в нижней части зоны Lamberti. В стратотипическом разрезе Woodham этому интервалу соответствует литостратиграфическое подразделение *Spinosum Clay*, представленное глинами и алевролитами. Его нижняя часть (Lower *Spinosum Clay*, слой E) целиком относится к подзоне *Spinosum* британской шкалы. Данный интервал охарактеризован многочисленными находками небольших пиритизированных раковин *Kosmoceras* (Arkell, 1939; Callomon 1968; Hollingworth, Wignall, 1992), среди которых



которых преобладают *K. spinosum* (Sow.) и *K. tidmoorensis* Arkell. Верхняя часть глин (Upper Spinosum Clay, слой D(2)) относится к подзоне Henrici зоны Lamberti (Callomon 1968), однако в ней *K. spinosum* также отмечается. Распространение вида также захватывает и вышележащий интервал, представленный мергелями и известняками Lamberti Limestone (зона Lamberti), откуда, по В. Аркеллу (Arkell, 1939), происходит типовой экземпляр *K. spinosum*.

Таким образом, индексация подзоны Spinosum не соответствует реальному распространению вида-индекса и представляется формальным действием. Его смысл, очевидно, состоял в том, чтобы закрепить за Spinosum Clay его литостратиграфические особенности - обилие мелких пиритизированных аммонитов рода *Kosmoceras*. Это действие не является биостратиграфической процедурой и не должно применяться для наименования биостратиграфических подразделений. По этой причине нами название «Spinosum» заменено названием «Kuklikum» (что было предложено еще в Киселев, Рогов, 2005, с. 128) по виду *Kosmoceras*, который, с одной стороны, распространен исключительно в пределах стратиграфического интервала, присущего только Lower Spinosum Clay, и с другой, продолжает филему *Kosmoceras* (*Lobokosmoceras*), на чьей основе разработана инфразональная шкала предшествующей подзоны Proniae (см. раздел «Ammonite stratigraphy»).

**Распространение.** Европейская Россия, Англия, Франция, Германия, Польша, Прибалтика, Северный Кавказ, Восточная Гренландия (Callomon, Birkelund, 1980).

#### биогоризонт *kuklikum* Buckman, 1926

= *dunkani* (hemera): Buckman, 1920; 1928.

= *kuklikum* (hemera): Buckman, 1926; 1928.

= *kuklikum* (биогоризонт, biohorizon): Киселев, Рогов, 2005; Kiselev, Rogov, 2018.

**Категория.** Биостратон основной шкалы верхнего келловея Европейской России.

**Вид-индекс.** *Kosmoceras* (*Lobokosmoceras*) *kuklikum* (Buckman) (голотип: Buckman, 1926, табл. DCXXVIa, b. Верхний келловей Англии (Оксфорд, свита Oxford Clay).

**Стратотип.** Михайловцемент (Рязанская обл.), слой 9.

**Аммониты.** *Kosmoceras* (*Lobokosmoceras*) *kuklikum* (Buckman), *K.* (*Kosmoceras*) *rotundum rotundum* (Quenst.), *K.* (*Kosmoceras*) *rotundum subspinosum* Nikolaeva et Rozhd., *Longaeviceras placenta* (Leck.), *Peltoceras* ex gr. *athleta* (Phillips), *Rursiceras* sp., *Sublunuloceras* cf. *dynastes* (Waagen), *Brightia* (*Glyptia*) *canaliculata canaliculata* (Quenstedt).

**Корреляция.** Соответствует подзоне Spinosum бореальной шкалы Западной Европы и подзоне Collotiformis субсредиземноморской шкалы в полном объеме.



**Местонахождения.** 1) г. Михайлов (Михайловцемент I, слой 9; Михайловцемент II, слой 5[b/c интервал]; Михайлов-Горенка, слой 11b-c); 2) д. Пески (слой 2); 3) д. Гурьево (Тульская область, Веневский район); 4) р. Бердянка, д. Беляевка (основание слоя 4); 5) г. Рыбинск, район Переборы; р. Иода (Рыбинский район).

**Распространение.** Европейская Россия (Рязанская, Московская и Тульская области), Англия.

### Зона NIKITINI (Sachs, 1962 emend. Bodylevsky, 1963)

- = *Longaeviceras keyserlingi* (Zone), pars: Sachs, 1962.
- = *Longaeviceras keyserlingi* (зона): Бодылевский, 1963; Сакс и др., 1963; 1970; Басов и др., 1967; Князев и др., 1973; 2002; Меледина, 1976; 1977; 1982; 1987; 1994; Захаров и др., 1997; 2005; Репин, 1999; Шурыгин и др., 2011; Никитенко и др., 2013; Zakharov, Rogov, 2014.
- = *Longaeviceras keyserlingi* (слои с...): Сакс и др., 1972.
- = *Longoceras nikitini* (зона): Репин, 2002; 2005; 2007; Репин и др., 2006.
- ?= *Dolganites adzvensis* (зона): Репин, 2002; 2005; 2007; Репин и др., 2006.
- = *Longaeviceras nikitini* (зона): Алифилов, Князев, 2020.

**Категория.** Биостратон основной шкалы верхнего келловея Северной и Восточной Сибири, Шпицбергена, Земли Франца-Иосифа, Восточной Гренландии, Арктической Канады, Северной Аляски; альтернативной шкалы келловея Европейской России и аммонитовой шкалы Бореального (Арктического) стандарта.

**Вид-индекс.** *Longaeviceras nikitini* (Sokolov) (голотип: Соколов, 1912, табл. 1, фиг. 3; табл. 3, фиг. 12. Республика Коми, р. Вишера. Верхний келловей).

**Стратотип** предварительно может быть выделен в басс. р. Усы, в стратотипе адъвавомской свиты и типовом местонахождении большинства реперных видов зоны и инфразональных подразделений - в разрезе у пос. Адъвавом (обн. 8, слои 2-4 по Репин и др., 2006). Также пригоден другой разрез - обн. 109 (слои 46-47) на восточном берегу Анабарского залива (Меледина, 1977; Алифилов, Князев, 2020).

**Объем:** Два биогоризонта: *Longaeviceras lahuseni* и *Longaeviceras nikitini*.

**Аммониты.** В Европейской России: вид-индекс, *Longaeviceras lahuseni* Bodylevsky, *Dolganites adzvensis* Repin, *Pseudolongaeviceras raricostatum* (Repin), *Platylongoceras holtedahli* (Salfeld et Frebold), *Percacosticeras polonicum* (Callomon et Wright), *Per. cf. callomoni* (Kiselev), *Per. cf. staffinense* (Sykes), *Kosmoceras* (*Zugokosmoceras*) *phaeinum* (Buckm.), *K. (Lobokosmoceras) proniae* Teiss., *K. (L.) rowlstonense* (Y. & B.), *K. (L.) kuklikum* Buckman, *K. (Kosmoceras) cf. rotundum* (Quenstedt).

В Северной Сибири: вид-индекс, *Longaeviceras lahuseni* Bodyl., *Pseudolongaeviceras densicostatum* Alifirov et Knyazev, *Ps. bodylevskiyi* (Meled.), *Platylongoceras holtedahli* (Salfeld et Frebold), *Percacosticeras cf. polonicum* (Callomon et Wright). В Восточной Гренландии (по Callomon 1993): вид-индекс, *L. lahuseni* Bodyl., (= *L. cf./aff. stenolobum*

(Keys.), *K. (K.) cf. fibuliferum* (Buckm.), *K. (Z.) cf. phaeinum* (Buckm.), *Gulielmiceras aculeatum* (Eichw.).

**Замечания.** 1. Изучение двух видов рода *Longaeviceras*, описанных Соколовым (1912) - *L. nikitini* и *L. keyserlingi*, показало их полную идентичность на средних (по голотипам) и поздних оборотах (по голотипам и паратипу), поэтому их следует считать синонимами. В связи с этим *L. keyserlingi* рассматривается как младший синоним (Kiselev, Rogov, 2018; Алифиров, Князев, 2020), поскольку *L. nikitini* был описан первым. На этом основании должна быть произведена замена вида-индекса зоны. Новое название зоны впервые было предложено Репиным (2002), однако причины такого решения не указаны. Вероятно, они не связаны с синонимикой указанных видов, поскольку оба вида во всех работах Репина признаются валидными.

2. При первоначальном выделении автор зоны В.Н. Сакс (Sachs, 1962) рассматривал ее в объеме всего верхнего келловоя. Позднее, В.И. Бодылевский (1963) показал, что род *Longaeviceras* встречается только в нижней половине верхнего келловоя, эквивалентной зоне *Athleta*, в результате чего стратиграфический объем зоны был сокращен вдвое. Такое понимание зоны, в целом, сохраняется до сих пор в большинстве работ. Исключение составляет концепция Ю.С. Репина (2002), который выше зоны *Nikitini* выделяет новую зону *Adzvensis*, эквивалентную верхней части зоны *Athleta*. Соответственно, объем зоны *Nikitini* уменьшился и стал соответствовать нижней и средней части зоны *Athleta*. Обе зоны были разделены на подзоны, которые впоследствии (Репин, 2005; 2007; Репин и др., 2006) самим автором не использовались. Такое стратиграфическое деление было разработано на основе изучения Репиным разрезов в бассейне р. Уса, в первую очередь у пос. Адзъвавом.

Выделение зоны *Adzvensis* в бассейне р. Уса вызывает сомнение по нескольким причинам. Во-первых, автор новой зональной шкалы не привел убедительных доказательств смены аммонитовых комплексов при описании разрезов. В статье 2002 г., где впервые предлагается новая концепция, описания разрезов отсутствуют, а в последующих работах (Репин и др., 2006; Репин, 2007) разрезы характеризуются схематично, без указания мощностей зон и точных привязок аммонитов к слою.

Во-вторых, переизучение разреза у пос. Адзъвавом автором (в 2008 г.) показало, что его строение и распределение аммонитов в нем существенно отличается от описаний в статьях Репина. С одной стороны, разрез дислоцирован и слои располагаются под наклоном к береговой линии, поэтому его описание по вертикали дает неправильную картину. Между тем, в описаниях Репина указывается, что их залегание близко к горизонтальному. С другой стороны, сам разрез верхнего келловоя представляет пологий

бечевник, состоящий из развалов коренных пород. Его качественное описание невозможно без серьезных вскрышных работ, которые никем не проводились. Поэтому последовательность конкреционных горизонтов, которая описывается в статьях, является реконструкцией и во многом условна. Разновозрастные конкреции хорошо различающиеся литологически и палеонтологически, но они, в основном, перемешаны на бечевнике и привязываются к слою с трудом.

В-третьих, во всех разновозрастных конкрециях верхнего келловея, содержащих *Longaeviceras*, были найдены также и *Dolganites*. Таким образом, самостоятельного интервала с *Dolganites* в разрезе у пос. Адзьвавом, по-видимому, не существует.

**Распространение.** Север Европейской России (респ. Коми: бассейны р. Печоры, Сысолы, Вычегды), Северная Сибирь (Анабарский залив, о. Большой Бегичев, п-в Урюнг Тумус, Восточный Таймыр, низовья р. Лены), Западная Сибирь, Земля Франца-Иосифа, Шпицберген, Восточная Гренландия, Северная Аляска.

**Корреляция.** Эквивалент подзоны *Athleta* Европейской России в полном объеме.

#### биогоризонт *lahuseni* (Callomon, 1984)

- = *Longaeviceras stenolobum* (fauna): Callomon, 1984b
- = *Longaeviceras keyserlingi* (fauna): Callomon, 1993
- = *Longaeviceras lahuseni* (биогоризонт): Киселев, 2005

**Категория.** Биостратон основной шкалы верхнего келловея Северной и Восточной Сибири, Земли Франца-Иосифа, Восточной Гренландии, Арктической Канады, Северной Аляски; альтернативной шкалы келловея и аммонитовой шкалы Бореального (Арктического) стандарта.

**Вид-индекс.** *Longaeviceras lahuseni* Bodylevsky (лектотип: Соколов, 1912, табл. 1, фиг. 4. Республика Коми, бассейн р. Печоры. Верхний келловей).

**Стратотип** предварительно может быть выделен в нижней части разреза верхнего келловея у пос. Адзьвавом на р. Уса (обн. 8, по Репин и др., 2006).

**Аммониты:** Европейская Россия: вид-индекс, *Dolganites* spp., *Platylongoceras holtedahli* (Salfeld et Frebold), *Per.* cf. *callomoni* (Kiselev), *Kosmoceras* (*Zugokosmoceras*) *phaeinum* (Buckm.), *K.* (*Kosmoceras*) cf. *rotundum* (Quenstedt). Северная Сибирь: вид-индекс, *Platylongoceras holtedahli* (Salf. et Freb.). Восточная Гренландия (по Callomon 1993): вид-индекс (= *L.* cf./aff. *stenolobum* (Keys.)), *K.* (*K.*) cf. *fibuliferum* (Buckm.), *K.* (*Z.*) cf. *phaeinum* (Buckm.), *Gulielmiceras aculeatum* (Eichw.). Северная Аляска: вид-индекс (= *Cardioceras* (*Scarburgiceras*) *dettermani* [Imlay, 1981, pl. 10, fig. 1-4, 7,8], = *Arcticoceras ishmae*, *Arcticoceras* sp. [Imlay, 1976, pl. 3, fig. 1-4, 7-10, 17-19]), *Platylongoceras* cf. *holtedahli* (Salf. et Freb.) (= *Arcticoceras ishmae* [Imlay, 1976, pl. 3, fig. 14, 20]).

**Распространение** как и для зоны в целом.

**Корреляция.** Соответствует нижней части зоны Athleta - подзоне Phaeinum и части подзоны Proniae (биогоризонт *proniae*) Европейской России.

### биогоризонт *nikitini* (Kiselev, 2005)

= *Longaeviceras keyserlingi* (биогоризонт): Киселев, 2005

**Категория.** Биостратон основной шкалы келловея Северной и Восточной Сибири, Шпицбергена, Земли Франца-Иосифа, Арктической Канады, Северной Аляски; альтернативной шкалы келловея Европейской России и Бореального (Арктического) стандарта.

**Вид-индекс** как и для зоны в целом.

**Стратотип** предварительно может быть выделен в средней части разреза верхнего келловея у пос. Адзъвавом на р. Уса (обн. 8, по Репин и др., 2006).

**Аммониты:** В Европейской России: вид-индекс, *Dolganites adzvensis* Repin, *Pseudolongaeviceras raricostatum* (Repin), *Percacosticeras polonicum* (Callomon et Wright), *Per. cf. staffinense* (Sykes), *K. (Lobokosmoceras) proniae* Teiss., *K. (L.) rowlstonense* (Y. & B.), *K. (L.) kuklikum* Buckman. В Северной Сибири: вид-индекс, *Pseudolongaeviceras densicostatum* Alifirov et Knyazev, *Pseudolon. bodylevskiyi* (Meled.), *Platylongoceras aff. holtedahli* (Salfeld et Frebold), *Percacosticeras cf. polonicum* (Callomon et Wright).

**Замечания.** Несмотря на то, что впервые инфразональное подразделение с видом-индексом *L. keyserlingi* (или *L. nikitini* в нашем понимании) было впервые выделено в Восточной Гренландии Дж. Калломоном (Callomon 1993), он рассматривается как синоним биогоризонта *lahuseni*. К такому выводу привело изучение выборки лонгаевицерасов и космоцератид из коллекции в Геологическом музее Копенгагена, среди которых не обнаружилось ни одного экземпляра *L. nikitini* или *K. (L.) proniae* (см. выше). Соответственно, и стратотип из Восточной Гренландии (Kosmocerasbjerg 78) для биогоризонта *nikitini* не является пригодным.

**Распространение.** Север Европейской России (респ. Коми: бассейны р. Печоры, Сысолы, Вычегды), Северная Сибирь (Анабарский залив, о. Большой Бегичев, п-в Урюнг Тумус, Восточный Таймыр, низовья р. Лены), Западная Сибирь, Земля Франца-Иосифа, Шпицберген. Как параллельный биогоризонт может быть установлен в Центральной России (Рязанская обл., г. Михайлов).

**Корреляция.** Соответствует верхней части зоны Athleta - подзоне Proniae (биогоризонт *rowlstonense*) и подзоне Kuklikum Европейской России.

## Зона LAMBERTI Hebert, 1857, 1860

**Категория.** Биостратон основной шкалы верхнего келловея Западной Европы, Европейской России, Британской Колумбии, Скалистых гор и аммонитовой шкалы Бореального (Арктического) стандарта.

**Вид-индекс.** *Quenstedtoceras lamberti* (Sowerby) (голотип: Sowerby, 1821, табл. 242, фиг. 1-3. Верхний келловей Англии).

## Подзона HENRICI Sayn, 1930 emend. Callomon, 1964

= *Peltoceras athletoides* et *Quenstedtoceras henrici* (Zone): Sayn, 1930  
= *Quenstedtoceras intermissum* (Sous-zone): Maire, 1937  
= *Henrici* (Subzone): Callomon, 1964; Callomon, Sykes, 1980; Marchand, 1986; Cox, 1988; Callomon, Wright; 1989; Courville, 1989; Mönnig, 1989; Page 1991; 1994; 2004; Dietl 1993; Mönnig, 1993; Riegraf, 1994; Cariou et al., 1997; Kiselev, Rogov, 2018

**Категория.** Биостратон основной шкалы келловея Западной Европы, Европейской России, северной части Туранской плиты и Северного Кавказа.

**Вид-индекс.** *Quenstedtoceras henrici* Douville (голотип: Douville, 1912, табл. 4, фиг. 32, 33. Верхний келловей Франции [Нормандия]).

**Стратотип** предложен Дж. Калломоном (Callomon, 1964) в разрезе Woodham (графство Бакингемшир, Англия), формация Oxford Clay, слой D2. Существование заметных перерывов в разрезе потребовало выделения гипостратотипа, в качестве которого был предложен разрез Broga estuary в Шотландии для подзон *Henrici* и *Lamberti* (Callomon, Sykes, 1980).

**Объем.** В Западной Европе (Англии, Северо-Западная Франции) по распространению ранних *Quenstedtoceras* в подзоне выделено 2 биогоризонта *messiaeni* и *henrici*. В Европейской России установлен только верхний биогоризонт *henrici*. В Германии подзона включает три биогоризонта *megaloglobulus*, *entospina*, *flexispinatum*, выделенных по представителям тетических семейств: оппелиид (*Taramelliceras*) и рейнеккиид (*Collotia*).

**Распространение.** Европейская Россия (Рязанская, Московская, Ярославская, Тульская, Саратовская области), Англия (Йоркшир), Франция (Нормандия, Юго-Восток), Германия, Швейцария, Польша (Лукув), Прибалтика (Папиле), Казахстан (Туаркыр).

## биогоризонт *henrici* Callomon, 1964

= *sutherlandiae* (hemera): Buckman, 1925; 1927  
= *ordinarium* (hemera): Buckman, 1925; 1927  
= *?subtense* (hemera): Buckman, 1927

= *henrici* (horizon): Callomon, 1964; Marchand 1986; Courville 1989; Cariou et al., 1997  
 = *henrici* (biohorizon): Page, 2004; Kiselev, Rogov, 2018

**Категория.** Биостратон основной шкалы келловя Западной Европы и Европейской России и аммонитовой шкалы Бореального (Арктического) стандарта.

**Вид-индекс, стратотип** как и у подзоны.

<b>АММОНИТЫ:</b>	Евр. Россия	Англия <sup>1</sup>	Германия <sup>2</sup>	В.Франция <sup>3</sup>
<i>Lamberticeras henrici</i> Douville				
<i>Lamberticeras subflexicostatum</i> Sintzow				
<i>Eboraciceras dissimile</i> (Brown)				
<i>Quenstedtoceras macer</i> (Quenstedt)				
<i>Kosmoceras (Kosmoceras) spinosum</i> (Sow.)				
<i>Kosmoceras (Lobokosmoceras) geminatum</i> (Buckman)				
<i>Kosmoceras annulare</i> (Quenst.)				
<i>Kosmoceras spoliatum</i> (Quenst.)				
<i>Gulimiceras ex gr. arkelli</i> (Mak.)				
<i>Peltoceras subtense</i> (Leck.)				
<i>Peltoceras schroderi</i> Prieser				
<i>Peltoceras acanthophorum</i> Prieser				
<i>Parapeltoceras pratti</i> (Spath)				
<i>Rursiceras cf. caprinum</i> (Quenst.)				
<i>Euaspidoceras hirsutum</i> (Bayle)				
<i>Euaspidoceras faustum</i> (Bayle)				
<i>Euaspidoceras aff. subbabeum</i> (Sintzow)				
<i>Euaspidoceras ferrugineum</i> Jeannet				
<i>Choffatia poculum</i> (Leck.)				
<i>Choffatia trina</i> (Buckm.)				
<i>Subgrossouvria</i> sp				
<i>Grossouvria sulcifera</i> (Oppel)				
<i>Grossouvria dilatata</i> (Quenst.)				
<i>Alligaticeras rotifer</i> (Brown)				
<i>Orionoides</i> sp.				
<i>Sublunuloceras nodosulcatum</i> (Lahusen)				
<i>Brightia (Glyptia) canaliculata stankevitchae</i> Rogov				
<i>Berniceras</i> sp.				
<i>Distichoceras bipartitum</i> (Zieten)				
<i>Distichoceras paronai</i> (Jeannet)				
<i>Distichoceras nodulosum</i> (Quenst.)				
<i>Horioceras bidentatus</i> (Quenst.)				
<i>Proscaphites flexispinatum</i> (Oppel)				
<i>Lorioliceris inermis</i> (Quenst.)				
<i>Lorioliceris "canaliculatum"</i> (Quenst.)				
<i>Lorioliceris kormosi</i> (Loczi)				
<i>Lunuloceras lunuloides</i> (Kilian)				
<i>Putealiceris puteale</i> (Leck.)				
<i>Hecticoceras fallax</i> Zeiss				
<i>Hecticoceras frederici</i> Zeiss				
<i>Hecticoceras pseudopunctatum lahuseni</i> (Tsit.)				
<i>Hecticoceras submatheyi</i> (Lee)				
<i>Hecticoceras inaequifurcatum</i> Zeiss				
<i>Hecticoceras matheyense</i> (Kilian)				
<i>Hecticoceras metomphalum</i> (Bonarelli)				
<i>Hecticoceras metomphalum acuticosta</i> (Tsit.)				
<i>Hecticoceras inflatum</i> (Tsit.)				
<i>Hecticoceras zietenii</i> (Tsit.)				
<i>Hecticoceras pompeckji</i> (Parona et Bonarelli)				

<sup>1</sup> Page, 1991

<sup>2</sup> Hahn, Koerner, 1971

<sup>3</sup> Courville, Bonnot, 1998

**Местонахождения.** 1) г. Михайлов (карьер «Михайлов-Цемент», слой 10); 2) д. Пески (слой 2); 3) пос. Дубки (слой 1а); 4) Малиновый овраг; 5) г. Рыбинск, разрез «Переборы»; 6) р. Ока, г. Елатьма (слой 15); 7) карьер у д. Гурьево (предположительно).

## Подзона LAMBERTI Callomon, 1964

= *Quenstedtoceras lamberti* (Zone): Sayn, 1930  
= *proper a Q. lamberti* (Zone): Maire, 1937  
= *Lamberti* (Subzone): Callomon, 1964; Debrand-Passard et al., 1978; Callomon, Sykes, 1980; Gigi, Marchand, 1982; Marchand, 1986; Cox, 1988; Callomon, Wright; 1989; Courville 1989; Mönnig, 1989, 1993; Page 1991; 1994; 2004; Riegraf, 1994; Cariou et al., 1997; Kiselev, Rogov, 2018

**Категория.** Биостратон основной шкалы келловей Западной Европы, Европейской России, северной части Туранской плиты и Северного Кавказа.

**Вид-индекс.** Тот же, что и для всей зоны.

**Стратотип** предложен Дж. Калломоном (Callomon, 1964; Callomon, Sykes, 1980). Woodham (графство Бакингемшир, Англия), формация *Lamberti Limestone*, слой С (по Arkell, 1939). Гипостратотип: *Wroa estuary*, Шотландия (Callomon, Sykes, 1980).

**Объем.** Три биогоризонта основной последовательности *praelamberti*, *lamberti* и *paucicostatum*, первоначально предложенные для Франции Маршаном (Marchand, 1986) и позднее - для Суббореальной и Бореальной Европы (Fortwengler et al., 1997; Cariou et al., 1997). В настоящее время этот вариант деления используется в стандартной шкале (Page, 2004).

В Европейской России установлены все три вышеупомянутых биогоризонта и выделяется новый биогоризонт *mojarowskii* альтернативной последовательности.

**Распространение.** Европейская Россия, Англия, Франция, Германия, Польша, Прибалтика, Казахстан (Мангышлак), Туркмения (Туаркыр, Кугитанг-Тай).

## биогоризонт *praelamberti* Marchand, 1986

= *praelamberti* (horizon): Marchand, 1986; Courville 1989; Cariou et al., 1997  
= *praelamberti* (biohorizon): Page 2004; Kiselev, Rogov, 2018

**Категория.** Биостратон основной шкалы келловей Западной Европы, Европейской России и аммонитовой шкалы Бореального (Арктического) стандарта.

**Вид-индекс.** *Quenstedtoceras praelamberti* Douville (голотип: Douville, 1912, табл. 4, фиг. 35. Верхний келловей Франции [Нормандия]).

**Статус.** Биогоризонт основной последовательности.

**Стратотип.** Гипостратотип предложен К. Н. Пэйджем (Page, 2004) в Англии - Redcliff Point/Нам Cliff, Weymouth (Дорсет), формация *Oxford Clay*, нижние 1,5 м слоя 1.

<b>Аммониты:</b>	Евр. Россия	В.Франция <sup>1</sup>	З.Франция <sup>2</sup>	Германия <sup>3</sup>
<i>Lamberticeras praelamberti</i> Douville				
<i>Quenstedtoceras subflexicostatum</i> Sintzow				
<i>Cadoceras (Eichwaldiceras) carinatum</i> (Eichw.)				
<i>Eboraciceras dissimile</i> (Brown)/ <i>ordinarium</i> (Brown)				
<i>Quenstedtoceras flexicostatum</i> (Phill.)				



<i>Quenstedtoceras intermissum</i> (Buckm.)				
<i>Quenstedtoceras leachi</i> (Sow.)				
<i>Quenstedtoceras macrum</i> (Quenst.)				
<i>Kosmoceras (Kosmoceras) spinosum</i> (Sow.)				?
<i>Kosmoceras (Lobokosmoceras) geminatum</i> (Buckman)				?
<i>Gulimiceras ex gr. arkelli</i> (Mak.)				
<i>Peltoceras subtense</i> (Leck.)				
<i>Peltoceras aff. athletoides</i> Lahusen (sensu Cariou)				
<i>Peltoceras schroderi</i> Prieser				
<i>Peltoceras cf. broilii</i> Prieser				
<i>Rursiceras cf. caprinum</i> (Quenst.)				
<i>Parapeltoceras cf. baylei</i> Prieser				
<i>Parapeltoceras cf. sintzovi</i> Prieser				
<i>Euaspidoceras hirsutum</i> Bayle				
<i>Euaspidoceras subbabeatum</i> (Sintzow)				
<i>Euaspidoceras cf. acanthodes</i> Spath				
<i>Euaspidoceras</i> sp. nov.				
<i>Choffatia poculum</i> (Leck.)				
<i>Reineckeia (Reineckeites) britannica</i> Zeiss				
<i>Putealiceris ex gr. puteale</i> (Jeannet)				
<i>Putealiceris intermedium</i> (Spath)				
<i>Putealiceris punctatum</i> (Stahl)				
<i>Sublumuloceras bonarellii</i> (Loriol)				
<i>Hecticoceras mathayense</i> (Killian)				
<i>Hecticoceras pseudopunctatum villerense</i> (Douv.)				
<i>Hecticoceras nodosulcatum</i> Lah.				
<i>Hecticoceras arkelli</i> Zeiss				
<i>Hecticoceras paulowi</i> Tsyt.				
<i>Hecticoceras nodulosum</i> Bonarelli in Corroy				
<i>Distichoceras bicostatum</i> (Stahl)				
<i>Horioceras baugieri</i> (Orb.)				

<sup>1</sup> Bonnot, Marchand, 1994; Courville, Bonnot 1998

<sup>2</sup> Cariou, 1969

<sup>3</sup> Zeiss, 1956; Pappler et al., 1982

**Местонахождения.** 1) г. Михайлов (карьер «Михайлов-Цемент», слой 11); 2) д. Пески (слой 3, предположительно); 3) пос. Дубки (слой 1b); 4) Малиновый овраг; 5) карьер у д. Гурьево (предположительно).

**Распространение.** Европейская Россия, Англия, Франция, Польша (Лукув).

### биогоризонт *lamberti* Buckman, 1925 emend. Callomon, 1964

= *Bourkelamberticeras lamberti* (hemera): Buckman, 1925; 1927

= *Prorsiceras gregarium* (hemera): Buckman, 1925; 1927

= *Quenstedtoceras lamberti* (horizon, biohorizon, biohorizonte): Callomon, 1964; Marchand, 1986; Courville 1989; Fortwengler et al., 1997, 2012; Cariou et al., 1997; Page 2004; Mönnig, 1993; Mönnig et al., 2018; Kiselev, Rogov, 2018

**Категория.** Биостратон основной шкалы верхнего келлового Западной Европы, Европейской России и аммонитовой шкалы Бореального (Арктического) стандарта.

**Вид-индекс.** Тот же, что и для всей зоны.

**Стратотип.** Разрезы Thuoux и Savournon (слой 5) Юго-Восточной Франции (Fortwengler et al., 1997). Гипостратотип предложен К. Н. Пэйджем (Page, 2004) в Англии - Redcliff Point/Ham Cliff, Weymouth (Дорсет), формация Oxford Clay, верхние 0,4 м слоя 1 и нижние 0,4 м слоя 2.

<b>АММОНИТЫ:</b>	Евр. Россия	В. Франция <sup>1</sup>	Англия <sup>2</sup>	Германия <sup>3</sup>
<i>Lamberticeras lamberti</i> (Sowerby)			h	
<i>Lamberticeras subflexicostatum</i> Sintzow				



<i>Eboracicerus dissimile</i> (Brown)/ <i>ordinarium</i> (Brown)				?
<i>Cadoceras</i> ( <i>Eichwaldicerus</i> ) <i>williamsoni</i> (Buckman)				?
<i>Quenstedtoceras intermissum</i> (Buckm.) var. <i>armatum</i> (Maire)				
<i>Quenstedtoceras flexicostatum</i> (Phill.)			?h	
<i>Quenstedtoceras leachi</i> (Sow.)				
<i>Kosmoceras</i> ( <i>Kosmoceras</i> ) <i>spinosum</i> (Sow.)				?
<i>Kosmoceras</i> ( <i>Lobokosmoceras</i> ) <i>geminatum</i> (Buckman)				?
<i>Kosmoceras duncani</i> (Sow.) in Badaluta				
<i>Gulielmiceras</i> ex gr. <i>arkelli</i> (Mak.)				
<i>Binatisphinctes binatus</i> (Leck.)				
<i>Peltoceras subtense</i> (Leck.)				
<i>Peltoceras athletoides</i> Lahusen				
<i>Peltoceras schroderi</i> Prieser				
<i>Parapeltoceras</i> cf. <i>baylei</i> Prieser				
<i>Rursiceras</i> cf. <i>caprinum</i> (Quenst.)				
<i>Euaspidoceras</i> sp.				
<i>Euaspidoceras</i> aff. <i>subbabeianum</i> (Sintzow)				
<i>Euaspidoceras</i> cf. <i>kobyi</i> (Rollier)				
<i>Euaspidoceras hirsutum</i> Bayle				
<i>Choffatia poculum</i> (Leck.)				
<i>Orionoides</i> cf. <i>orion</i> (Opp.)				
<i>Alligaticeras</i> cf. <i>alligatum</i> Buckm.				
<i>Sublunuloceras discoides</i> Spath				
<i>Sublunuloceras nodosulcatum</i> (Lahusen)				
<i>Lunuloceras lunuloides</i> Kilian in Jeannet				
<i>Lunuloceras pseudopunctatum</i> (Lah.)				
<i>Distichoceras bipartitum</i> (Zieten)				
<i>Distichoceras bicostatum</i> (Stahl)				
<i>Berniceras inconspicuum</i> (Loriol) in Jeannet				
<i>Hecticoceras paulowi</i> Tsyт.				
<i>Hecticoceras arkelli</i> Zeiss				
<i>Hecticoceras douvillei</i> (Jeannet)				
<i>Putealicerus puteale</i> (Leck.)				
<i>Rollieria</i> sp.				
<i>Pachyceras lalandeanum</i> (Orb.)				
<i>Reineckeia</i> ( <i>Collotia</i> ) sp.				
<i>Holcophylloceras mediterraneum</i> (Neum.)				
<i>Calliphylloceras disputabile</i> Zitt.				
<i>Sowerbiceras tortisulcatum</i> Orb.				

<sup>1</sup> Bonnot, Marchand, 1994; Fortwengler et al., 1997; Scouflaire et al., 1997; Courville, Bonnot 1998; Bonnot, Courville 1999

<sup>2</sup> Arkell, 1939; Callomon, 1968; Page, 2004

<sup>3</sup> Pappler et al., 1982

**Местонахождения.** 1) пос. Дубки (слой 1с); 2) Малиновый овраг (Саратовская обл.); 3) р. Волга, Тархановская пристань; 4) карьер у д. Гурьево (предположительно); 5) р. Ока (с. Новоселки, д. Костино, с. Никитино); 6) пос. Пески (слой 3, предположительно).

**Распространение.** Европейская Россия (Саратовская, Рязанская, Московская, Тульская области, Татарстан), Англия (Йоркшир, Скай), Франция (Нормандия, Юго-Восток), Польша (Czatkowice).

### биогоризонт *mojarowskii* Kiselev, Rogov 2004

= *Gulielmiceras mojarowskii* (biohorizon, биогоризонт): Kiselev, Rogov, 2004; 2018; Киселев, Рогов, 2005; Kiselev et al., 2013

**Категория.** Биостратон основной шкалы верхнего келловея Европейской России.

**Вид-индекс.** *Gulielmiceras (Mojarowskia) mojarowskii* (Nikolaeva et Rozhdestvenskaya) (голотип: Камышова-Елпатьяевская и др., 1956, табл. 17, фиг. 9, 10. Верхний келловей Саратовской области [д. Разбойщина]).

**Стратотип.** Дубки, слой 1d (интервал 360-475 см).

<b>АММОНИТЫ:</b>	Евр. Россия	Северный Кавказ (р. Белая)
<i>Lamberticeras lamberti</i> (Sowerby) / <i>pseudolamberti</i> Sintzow		
<i>Eboraciceras</i> cf. <i>dissimile</i> (Brown)		
<i>Cadoceras</i> ( <i>Eichwaldiceras</i> ) <i>williamsoni</i> (Buckman)		
<i>Quenstedtoceras flexicostatum</i> (Phill.)		
<i>Quenstedtoceras angulatum</i> (Troitzk.)		
<i>Gulielmiceras</i> ( <i>Mojarowskia</i> ) <i>mojarowskii</i> (Nikol. et Rozhd.)	h	
<i>Kosmoceras</i> ( <i>Kosmoceras</i> ) <i>transitionis</i> (Nik.)		
<i>Kosmoceras</i> ( <i>Kosmoceras</i> ) aff. <i>zudacharicum</i> Kazanskii		
<i>Grossouvria sulcifera</i> (Opp.)		
<i>Euaspidoceras</i> cf. <i>douvillei</i> (Collot)		
<i>Putealiceris douvillei</i> (Jeannet)		
<i>Put. jeanneti</i> sp.nov.		
<i>Sublunuloceras</i> cf. <i>nodosulcatum</i> (Lahusen)		
<i>Sublunuloceras</i> cf. <i>discoides</i> Spath		
<i>Brightia</i> ex gr. <i>socium</i> (Haas)		
<i>Br.</i> aff. <i>socini</i> (Noetling)		
<i>Br.</i> cf./aff. <i>thouxensis</i> (Fortwengler, Marchand, Bonnot)		
<i>Br.</i> aff. <i>sveva</i> (Bonar.)		
<i>Sowerbiceris</i> sp.		

**Местонахождения.** 1) пос. Дубки; 2) р. Волга, Тархановская пристань.

**Распространение.** Европейская Россия (Саратовское и Ульяновское Поволжье). За пределами России представители подрода *G.* (*Mojarowskia*) найдены в Западной Европе во Франции в Haut-Saone (= *G. authoisense* (Maire, 1938) и в северной части Испании, откуда были описаны экземпляры, обозначенные как “*Kosmoceras spinosum*” (Conze *et al.*, 1984, pl. III: 5a–c). К данному подроду также может быть отнесен и *Kosmoceras tidmoorensis* Arkell (голотип: Arkell, 1939, fig. 3, Англия). Это позволяет полагать, что биогоризонт распространен не только в Европейской России, но и достаточно широко в Западной и Юго-Западной Европе.

#### биогоризонт *paucicostatum* Marchand, 1978

= *Quenstedtoceras paucicostatum* (horizon, горизонт): Marchand (в Debrand-Passard *et al.*, 1978); Marchand, 1979; 1984; 1986; Gigi, Marchand, 1982; Contini *et al.*, 1989; Courville, 1989; Fortwengler, Marchand, 1994; Fortwengler *et al.*, 1997, 2012; Cariou *et al.*, 1997; Митта, 2001; 2003

= *Quenstedtoceras paucicostatum* (biohorizon, biohorizonte): Page, 2004; Kiselev *et al.*, 2013; Mönnig *et al.*, 2018; Kiselev, Rogov, 2018

**Категория.** Биостратон основной шкалы верхнего келловея Западной Европы, Европейской России и аммонитовой шкалы Бореального (Арктического) стандарта.

**Вид-индекс.** *Quenstedtoceras paucicostatum* (Lange) (голотип: Lange, 1973, taf. 20, fig. 4. Верхний келловей Северной Германии [Wiehengebirge]).

**Стратотип.** Первоначально биогоризонт был обнаружен в Центральной Франции в разрезах Guerche (слои 18, 19) (Debrand-Passard *et al.*, 1978). После выделения лимитотипа келловея/оксфорда Юго-Восточной Франции (Fortwengler *et al.*, 1997) с полной последовательностью биостратонов в интервале подзон Lambertii и Scarburgense, в качестве стратотипа биогоризонта *Paucicostatum* следует считать разрезы Thuoux и

Savournon (слой 6). Гипостратотип предложен К. Н. Пэйджем (Page, 2004) в Англии - Redcliff Point/Ham Cliff, Weymouth (Дорсет), формация Oxford Clay, верхние 3,2 м слоя 4.

<b>АММОНИТЫ:</b>	Евр. Россия	Северный Кавказ (р. Белая)	В. Франция <sup>1</sup>
<i>Quenstedtoceras paucicostatum</i> (Lange)			
<i>Quenstedtoceras orbis</i> (Maire)			
<i>Quenstedtoceras mariae</i> (Orb.)			
<i>Lamberticeras pseudolamberti</i> Sintzow			
<i>Kosmoceras</i> ( <i>Kosmoceras</i> ) sp.		?	
<i>Orionoides</i> sp.			
<i>Orionoides</i> cf. <i>orion</i> (Opp.)			
<i>Choffatia poculum</i> (Bean. in Leck.)			
<i>Alligaticeras</i> cf. <i>alligatum</i> Buckm.			
<i>Peltoceras constantii</i> (Orb.)			
<i>Peltoceras hoplophorus</i> (Buckm.)			
<i>Peltoceras schroderi</i> Prieser			
<i>Peltoceratoides eugenii</i> Raspail			
<i>Parapeltoceras borissjaki</i> (Amanniasov)			
<i>Euaspidoceras</i> cf. <i>douvillei</i> (Collot)			
<i>Euaspidoceras subbabeatum</i> (Sintzow)			
<i>Paraspidoceras</i> ? <i>billodensis</i> (Loriol)			
<i>Klematosphinctes perisphinctoides</i> (Sintzow)			
<i>Sublumloceras</i> cf. <i>deperditum</i> (Rollier)			
<i>Sublumloceras pseudopunctatum</i> (Lah.)			
? <i>Sublumloceras</i> aff. <i>bonarellii</i> (Loriol)			
<i>Brightia</i> aff. <i>sveva</i> (Bonar.)			
<i>Putealicerias</i> cf. <i>schumacheri</i> (Noetling)			
<i>Hecticoceras paulowi</i> Tsyt.			
<i>Hecticoceras punctatum</i> (Stahl.)			
<i>Lissoceratoides erato</i> (Orb.)			
<i>Distichoceras bipartitum</i> (Zieten)			
<i>Fehlmanites hersilia</i> (Orb.) in Loriol			
<i>Eocheoceras coelatum</i> (Coq)			
? <i>Putealicerias</i> cf. <i>lugeoni</i> (Tsytovtich)			
<i>Holcophylloceras</i> cf. <i>kunthi</i> (Neum.)			
<i>Holcophylloceras mediterraneum</i> (Neum.)			
<i>Calliphylloceras disputabile</i> Zitt.			
<i>Sowerbicerias tortisulcatum</i> Orb.			
<i>Thysanolytoceras adeloides</i> Kudern.			

<sup>1</sup> Debrand-Passard et. al., 1978; Fortwengler, Marchand, 1994; Fortwengler et al., 1997; Scoufflaire et al., 1997; Courville, Bonnot 1998; Bonnot, Courville 1999;

**Местонахождения.** 1) пос. Дубки (слой 1e); 2) р. Волга, Тархановская пристань; 3) г. Михайлов (слой 12a).

**Распространение.** Европейская Россия (Саратовская, Рязанская области, Татарстан), Англия, Центральная и Юго-Восточная Франция, Северная Германия, Швейцария.

**НИЖНИЙ ОКСФОРД**  
**Зона MARIAE Douville, 1881**  
**Подзона SCARBURGENSE Buckman, 1913**

= Scarburgence (Zone): Buckman, 1913; Morley Davies 1916; Zeiss 1957;  
= Mariae Subzone (Lower): Spath 1939 (в таблице)  
= Scarburgence (Subzone): Spath 1939 (в тексте); Arkell 1941; Callomon 1964; Enay, 1966; Mouterde et al., 1971; Callomon 1968; Courville, 1989; Page 1991; 1994; Mönnig , 1993; Riegraf, 1994; Cariou et al., 1997; Scoufflaire et al., 1997; Kiselev et al., 2013; Kiselev, Rogov, 2018

**Категория.** Биостратон основной шкалы оксфорда Западной Европы, Европейской России и аммонитовой шкалы Бореального (Арктического) стандарта.

**Вид-индекс.** *Cardioceras (Scarburgiceras) scarburgense* (Young et Bird 1828) (голотип: Buckman, 1924, pl. DVIII; Arkell, 1939, pl. 10, fig. 1. Англия, Скарборо. Формация Oxford Clay).

**Стратотип.** Разрез Woodham (графство Бакингемшир) (Arkell, 1941), формация Oxford Clay, пачка Weymouth. Подзона включает слои А (Selenitic Mariae Clays) и В (Blue Mariae Clays) (по Arkell, 1939; Callomon 1968). В стратотипе зоны Mariae - разрезе Villers-sur-Mer (Нормандия) подзона соответствует слою Н6 (Buckman, 1920) или слоям Н4-6 (Arkell, 1939).

Позднее, Дж. Калломоном (Callomon, 1990) в качестве стратотипа подзоны был предложен разрез Osgodby Nab (Скарборо, северный Йоркшир) – слои формации Upper Oxford Clay, расположенные выше пачки Hackness Rock (формация Osgodby).

**Объем.** Во Франции подзона включает 4 фаунистических горизонта *Thuouxiensis*, *Elisabethae*, *Scarburgense* и *Woodhamense* (Fortwengler, Marchand, 1994; Fortwengler et al., 1997). Трехчленный вариант такого деления предложено для Бореальной надобласти (Cariou et al., 1997).

В Англии предложено трехчленное деление подзоны в объеме биогоризонтов *Woodhamense* (non Fortwengler, Marchand, 1994), *Scarburgense* и aff. *Scarburgense* предложено К. Н. Пэйджем (Page, 2004). Последним указывается, что понимание морфотипа вида *Cardioceras woodhamense* (Young et Bird) французскими авторами не соответствует таковому из типового местонахождения. В связи с этим Пэйджем предложено обозначать соответствующий биогоризонт во французской шкале как “*Woodhamense*”.

В Европейской России в подзоне *Scarburgense* достоверно установлен единственный биогоризонт *Scarburgense*.

**Распространение.** Европейская Россия, Северный Кавказ, Литва, Англия, Франция, Германия, Восточная Гренландия.

**биогоризонт *scarburgense*** Buckman 1913 emend. Fortwengler & Marchand 1994

- = *pre-cordatum* (hemera): Buckman, 1911
- = *scarburgense* (hemera): Buckman, 1913
- = *Cardioceras scarburgense* (faunal horizon): Buckman, 1920
- = *Scarburgiceras scarburgense* (hemera): Buckman, 1928
- = *Cardioceras scarburgense* (horizon): Courville, 1989; Fortwengler, Marchand, 1994; Fortwengler et al., 1997; 2012; Cariou et al., 1997; Scouflaire et al., 1997
- = *Cardioceras scarburgense* (biohorizon, biohorizonte): Page, 2004; Kiselev et al., 2013; Mönnig et al., 2018; Kiselev, Rogov, 2018

**Категория.** Биостратон основной шкалы оксфорда Западной Европы и Европейской России и аммонитовой шкалы Бореального (Арктического) стандарта.

**Вид-индекс,** как и у всей подзоны.

**Стратотип** - разрезы Thuoux и Saviournon в Юго-Восточной Франции (слои 8-10), предложенные ранее как стратотипы границы келловей-оксфорда (Fortwengler et al., 1997).

Гипостратотип указан в работе К. Н. Пэйджа (Page, 2004) без выделения конкретного разреза: пачка Weymouth, формация Oxford Clay. Это указание приемлемо для разреза Woodham (стратотипа подзоны Scarburgense), однако точный интервал биогоризонта в разрезе определить можно только приблизительно в объеме слоев А и В.

В гиполимитотипе келловей/оксфорда (Redcliff Point/Ham Cliff, Weymouth, Дорсет), биогоризонт занимает интервал 0,6 м слоя 5 выше 1,2 м от подошвы (Page, 2004).

<b>АММОНИТЫ:</b>	Евр. Россия	Северный Кавказ (р. Белая)	Англия <sup>1</sup>	Ю-В. Франция <sup>2</sup>
<i>Cardioceras (Scarburgiceras) scarburgense</i> (Young et Bird)			h	
<i>Quenstedtoceras luppovi</i> (Amannijazov)				
<i>Quenstedtoceras paucicostatum</i> (Lange)				?
<i>Quenstedtoceras mariae</i> (Orb.)				
<i>Pavlovceras omphaloides</i> (Sowerby)				
<i>Pavlovceras pavlovi</i> (Douville)				
<i>Protocardioceras</i> sp.				
<i>Subvertebriceras stantoni</i> (Reeside)				
<i>Alligaticeras bernensis</i> (Loriol)				
<i>Alligaticeras pseudograciousus</i> (Arkell)				
<i>Klematosphinctes cf. vernoni</i> (Young et Bird)				
<i>Grossouvria miranda</i> Loriol				
<i>Grossouvria petitclerci</i> (Loriol)				
<i>Poculisphinctes</i> sp.				
<i>Peltoceras williamsoni</i> (Phillips)				
<i>Peltoceras hoplophorus</i> (Buckm.)				
<i>Peltoceras elisabethae</i> Jeannet				
<i>Peltoceras cf. stephanovi</i> Sapunov				
<i>Peltoceras athletoides</i> Lah. In Loriol				
<i>Rursiceras cf. torosus</i> (Oppel)				
<i>Euaspidoceras depereti</i> (Collot)				
<i>Euaspidoceras cf. douvillei</i> (Collot)				
<i>Euaspidoceras cf. babeanum</i> (Orb.)				
<i>Sublumloceras cf. deperditum</i> (Rollier)				
<i>Putealicerias bonarellii</i> (Loriol)				
<i>Putealicerias sarasini</i> (Tsytovtich)				
<i>Brightia mathevi</i> (Loriol)				
<i>Brightia sveva</i> (Bonar.)				
<i>Brightia aff. sveva</i> (Bonar.)				
<i>Brightia socini</i> (Noetling)				
<i>Brightia thuoxensis</i> (Fortwengler, Marchand et Bonnot)				
<i>Lunuloceras lunuloides</i> (Kilian)/ <i>L. chatillonense</i> (Loriol)			?	
<i>Eochetoceras coelatum</i> (Coquand)				
<i>Eochetoceras hersilia</i> (Orb. in de Lor.)				
<i>Fehlmanites jurense</i> Jeannet				
? <i>Metajeanneticeras</i> sp. indet.				
<i>Creniceras renggeri</i> (Oppel)				
<i>Creniceras cf. petitclerci</i> Maire				
<i>Taramelliceras langi</i> (Loriol)				
<i>Taramelliceras richei</i> (Loriol)				
<i>Taramelliceras episcopalis</i> (Loriol)				
" <i>Oppelia</i> " <i>mayeri</i> de (Loriol)				
" <i>Oekotraustes</i> " <i>kobyi</i> (Loriol)				
" <i>Oekotraustes</i> " <i>scaphitoides</i> (Coquand)				
<i>Lissoceratoides erato</i> (Orb.)				
<i>Scaphitoides navicula</i> (Buckman)				
<i>Sowerbiceras tortisulcatum</i> (Orb.)				

<i>Sowerbicerias cf. tietzei</i> (Till)				
<i>Holcophylloceras mediterraneum</i> (Neum.)				
<i>Partschiceras</i> sp.				
<i>Calliphylloceras disputabile</i> Zitt.				
<i>Calliphylloceras demidoffi</i> (Rousseau)				

<sup>1</sup> Arkell 1939; Callomon, 1968; Page, 1991

<sup>2</sup> Fortwengler, Marchand, 1994; Fortwengler et al., 1997

**Местонахождения.** 1) г. Михайлов (карьер Михайлов-Цемент) (слой 12, нижние 0,3 м); 2) п. Дубки, слой 1f (520-620 см); 3) с. Беляевка (Оренбургская обл.), слой 6; 4) р. Белая (С. Кавказ), слой 3.

**Распространение.** Европейская Россия, Северный Кавказ, Литва, Англия, Франция, Германия, Восточная Гренландия (Callomon, Birkelund, 1980).

## 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 внутрирегиональной 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 неперIODических 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 бате), 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.



ФГБУН Геологический институт  
Российской академии наук

На правах рукописи

КИСЕЛЕВ Дмитрий Николаевич

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

Специальность 25.00.02 – палеонтология и стратиграфия

**ДИССЕРТАЦИЯ**

на соискание ученой степени  
доктора геолого-минералогических наук

Том II (приложение)  
Москва - 2020

**ПРИЛОЖЕНИЕ**

**Таблица 1.** Хронология изучения батских и келловейских кардиоцератид. Цифрами обозначено количество выделенных (колонки 3- 6) или изученных (колонки 7-10) таксонов и выделенных биостратонов (колонка 12). Символами в столбце 11 обозначены филогенетические модели на уровне родов и выше (g) и уровне видов (s).

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
год	Автор	Новые видовые и подвидовые названия (слева) и надвидовые таксоны (справа жирным шрифтом)	выделено новых видов или подвидов	выделено новых родов или подродов	выделено новых семейств или подсемейств	Морфометрия признаков	исследования	микроморфологические исследования	изучение полового диморфизма	филогенетическая модель	выделено новых биостратонов
1821	Sowerby	<i>sublaeve, lamberti, omphaloides, leachi</i>	4								
1829	Sowerby	<i>sutherlandae</i>	1								
1829	Phillips	<i>funiferus, lenticularis, flexicostatum</i>	3								
1845	Orbigny	<i>frearsi, tscheffkani</i>	2								
1846	Keyserling	<i>ishmae, stenolobum</i>	1								
1847	Orbigny	<i>galdrinus, chamousseti</i>	2								
1849	Brown	<i>dissimile</i>	1								
1850	Grewingk	<i>wosnessenski</i>	1								
1857	Hebert										1
1858	Quenstedt	<i>macer, pingue</i>	1								
1859	Leckenby	<i>vertunnum, ordinarium, hyperbolicum, longaeuum, placenta, gregarium</i>	6								
1859	Meeke	<i>barnstoni</i>	1								
1865	Eichwald	<i>carinatum</i>	1								
1868	Eichwald	<i>patruus</i>	1								
1871	Eichwald	<i>doroschimi</i>	1								
1875	Лагузен	<i>stuckenbergi</i>	1								
1878	Никитин	<i>elatmae, rybinskianum</i>	2								
1881	Никитин	<i>milashevici, compressum, mologae</i>	3								1
1881	Nikitin										2
1882	Fischer	<b>Cadoceras</b>		1							
1884	Никитин	<i>schumarovi</i>	1								2
1885	Nikitin	<i>surensis, subpatruus</i>	2								
1887	Quenstedt	<i>crobyloides</i>	2								
1887	Hyatt	<b>Quenstedtoceras</b>		1							
1889	Sinzow	<i>pseudolamberti</i>	1								
1889	Никитин	<i>damoni</i>	1								
1891	Behrendsen	<i>geerzense</i>	1								
1891	Siemiradzki	<b>Cardioceratidae</b>			1						
1897	Parona, Bonarelli	<i>primigenium</i>	1								
1898	Weissermel									s	
1899	Sinzow	<i>pseudolamberti, subflexicostatum</i>	2								
1900a	Ромпецкий	<i>stenoloboide, grewingki, catostoma, schmidti, petelini</i>	5								
1900b	Ромпецкий	<i>nanseni</i>	1								
1900	Hyatt	<b>Cadoceratinae</b>			1						
1904	Madsen	<i>crassus</i>	1								
1905	Blake	<i>breve</i>	1								
1912	Douville	<i>henrici, brasili, praelamberti, pavlowi</i>	4	1							
1912	Соколов	<i>keyserlingi, nikitini, tschermichewi</i>	3								
1918	Buckman	<i>williamsoni, spatiatum, boreale</i>	4	4							
1919	Reeside	<i>collieri</i>	1								
1919	Buckman	<b>Longaeviceras</b>		1							
1920	Buckman	<i>longilobatum, subordinarium</i>	2	4							
1921	Buckman	<i>stibarum, bathyomphalum</i>	2								
1922	Buckman	<i>durum, albisaxeum, intermissum</i>	3	3							
1923	Buckman	<i>tolype, cadiforme</i>	2								
1924	Spath	<b>Arcticoceras</b>								g	
1924	Salfeld, Frebald	<i>holdetahl</i>	1								
1925	Бодылевский				1	1					
1926	Смородина									s	
1927	Buckman	<i>laminatum, concinnum</i>	2								
1927	Худяев	<i>sysolae</i>	1								
1928	Spath	<b>Arctocephalites</b>								g	
1928	Buckman										7
1928	Смородина									s	
1930	Crickmay	<i>harvei, brooksi</i>	2	1		4					
1932	Spath	<i>greenlandicus, freboldi, kochi, kochi pseudolamberti, michaelis, ammon, variabile, franciscus, dubium, calyx, victor, rubrum,</i>	17								3

		<i>densicostatum, simulans, orbis, quenstedti, rugosum</i>													
1932	Maire	<i>sintzowi</i>	1												
1936	Gerard et Contaut	<i>fournieri</i>	1												
1937	Maire	<i>orbignyi, ancestrale, antiquum, orbis, armata, roberti, zieteni, gregariaeformis, intermedia, quenstedti, pseudomariae, lahuseni, pseudobrasili, douvillei, weissermeli, lorioli grande</i>	19												1
1939	Arkell	<i>grande</i>	1												
1949	Бодылевский	<i>novosemelicum</i>	1												1
1953	Imlay	<i>Stenocadocera comma, glabrum, bathomphalum, kialagvikense, tenuicostatum, moffiti, multiforme, tonniense, chisikense, multicostatum, striatum, miskinense, bowserense, pomeroyense, crassocostatum, chinitnense</i>	16	1											
1953	Donovan														1
1953	Сазонов														1
1954	Тучков	<i>stepankovi</i>	1												
1956	Троицкая	<b>Rondiceras</b>		1											
1957	Сазонов	<i>primaevum, postelatmae, irinae, principale, cumpressum, mundum</i>	6											s	
1957	Arkell et al.													g	
1958	Крымгольц и др.													g	
1959	Callomon													g	
1959	Камышова и др.	<i>angulatum, trapezoidalis, involutus</i>	3												2
1960	Шевырев								1						
1960	Бодылевский	<i>laptievi, ognevi, bjegetschevi, anabarensis, nikolaevi, innocenti</i>	6	1											
1960	Иванов					2	2				*				
1961	Химшиашвили	<i>balcaricum, daghestanicum</i>	2												
1962	Makowski											*			
1962	Аманниязов	<i>luppovi, krimholzi</i>	2												
1962	Воронец	<i>kigilakhensis, excentricum, falsum, emelianzevi, subcalyx, subtenuicostatum, subcatostoma, ventroplanum, perrarium, pura, declinatum</i>	11												
1963	Воронец, Ершова	<i>lenaense, tenuicostatum, intercostatum, angardamense, atyrkanense, glabroides, olenekense, originale, originale var. calliga, originale var. duplex</i>	10	2											
1963	Бодылевский											*			1
1963	Callomon														
1964	Frebald	<i>septentrionale, septentrionale latidorsata, bodylevskyi, arcticum, voronetsae, canadense, barnstoni arcuata</i>	7												
1964	Callomon														1
1965	Сазонов	<i>cuneatum, suraense, promiense</i>	3	1											
1965	Schindewolf								1					g	
1968	Парышев	<i>tsifovitchae</i>	1												
1969	Камышова и др.	<i>novus</i>	1												
1973	Меледина								1					g	
1973	Lange	<i>paucicostatum</i>	1												
1973	Surlyk et al.														5
1974-75	Kulicki							2	2		*				
1975	Imlay														2
1975	Sykes	<i>staffinense</i>	1												
1975	Ломинадзе	<i>gunibicum, caucasicum</i>	2												
1976	Друщиц и др.								2						
1977	Друщиц и др.							2	2	2					
1977	Ломинадзе								5						
1977	Парышев	<i>multicostata, recticostata, plana, furcicostatum</i>	4												
1977	Меледина	<i>lenaense, taimyrense, filarum, bodylevskii, angustatum, parvulum, insolitum</i>	7	3	1	5	5				*		g		3
1977	Marchand											*			
1979	Marchand														1
1980	Романович	<i>sysolae grossicus</i>	1												
1980	Callomon, Sykes														2
1982	Kulicki											2			
1982	Ломинадзе														
1982	Rawson	<i>harlandi, bluethgeni</i>	2	1			6	9	6					g	
1984	Callomon														14
1985	Callomon	<i>cranocephaloide, apertum, nordenskoeldi</i>	3								*		s		4
1986	Marchand	<i>messiaeni</i>	1			4					*		s		1
1987	Poulton	<i>frami, belli, amundseni</i>	3												4
1988	Callomon et al.														1
1989	Алексеев, Репин	<b>Chamoussetitinae</b>			1		1								
1989	Callomon et al.	<i>suevicum</i>													3
1989	Callomon et al.	<i>phillipsi, buckmani, saratovensis, whitthami, polonicum</i>	5											s	
1993	Callomon	<i>crassiplicatum, corniense</i>	2												12
1994	Меледина	<i>pishmae Quenstedtocheratinae</i>	1		1		5				*		g		6
1996	Митта (Герасимов и др.)			1										s	
1996	Киселев (а, б)	<i>bellator, agitabile, sasonovi, homoeomorphum</i>	4	1		19					*		s		
1997	Киселев	<i>sokolovi</i>	1												
1997	Гуляев	<i>laetum, confusum, pisciculus</i>	3												
1998	Меледина													*	
1998	Митта, Стародубцева	<i>stupachenkoi</i>	1										8		6
1999	Mitta													s	
1999	Гуляев, Киселев	<i>infimum</i>	1												1

1999	Гуляев													6
1999	Киселев	<i>carinatiforme, bryocostilatum, vetulum, allae, gulyaevi, tribulatum, macellum, callomoni, diffusum, meledinae</i>	10											
2000	Митта											s		2
2001a	Киселев	<i>recidivum, alpha</i>	2			3								
2001b	Киселев											gs		
2001	Гуляев											s		2
2002	Gulyaev et al.													5
2002	Репин	<i>adzvensis, sibiricus, raricostatum, lambertiforme, pechoricum, adzvavomense, pseudoleachi, dertev</i>	8	5										10
2003	Киселев и др.			1								s		4
2004	Киселев, Меледина	<i>articoides, praestenolobum</i>	2			3						s		
2004	Ломинадзе	<i>tshegemicum, loginovae</i>	2											
2005	Mitta	<i>keuppi, nageli, efimovi</i>	3											5
2005	Киселев											s		11
2005	Гуляев	<i>poultoni, uzhovkensis</i>	2									s		5
2005	Navarro et al.					5								
2006a	Киселев	<i>milashevici khudyaevi</i>	1			3						s		1
2006b	Киселев					1								
2006	Репин и др.	<i>ishmae tenuicostatum, sazonovi, adzvicum, polonicum boreale, staffinense pechoricum, komiense, stenolobum maksarensense</i>	7											
2007	Репин и др.	<i>Greencephalites costastriatum, sedovi, nanseni planum</i>	3	1										
2007a	Киселев, Рогов					5						s		2
2007	Столярова	<i>meledinae, aspectabile</i>	2	1		5	1							
2009a	Киселев					6						s		
2009b	Киселев							6						
2009	Алифиров	<i>postpisciculus</i>	1											
2009	Page et al.													3
2010	Князев и др.													4
2011	Князев и др.													2
2011	Митта	<i>sakharovi</i>	1											
2011	Киселев					2								
2013	Киселев					1								
2012	Гуляев	<i>Rossicadoceras, Opisthocadoceras</i>		2								rg		
2014	Гуляев					1						rg		
2015	Гуляев (a,b)	<i>vasily</i>	1											1
2015	Гуляев (a,b)	<i>chvadukasyense</i>	1											
2015	Князев и др.											s		
2015	Mitta et al.	<i>quenstedtiiforme, wutachense</i>	2											2
2015	Митта											g,s		
2016	Митта	<i>bellabimba</i>	1									g,s		
2017	Князев и др.													1
2017	Алифиров и др.											rg		
2018	Князев и др.					1						rg		
2018	Алифиров и др.							6				rg		
2018	Kiselev, Rogov	<i>allae compressum, intermedium</i>	2			3						s		
2018	Kiselev					31								
2020	Алифиров и др.			1										
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12			

**Биостратоны:** **1857** Hebert – зона *Ammonites lamberti*; **1881** Nikitin – ярус с *Stephanoceras elatmae*, *Stephanoceras milashevici*; ; **1884** НИКИТИН – горизонт с *Cadoceras milashevici*; горизонт с *Quenstedtoceras leachi*; **1928** Buckman, 1928 - гемеры *Catacephalites, lamberti, vertumnus, ordinarium, sutherlandiae, gregarium*, век *Vertumniceratan*; **1932** Spath - *Arcticoceras Beds, kochi horizon, pseudichmae horizon*; **1937** Maire - подзона *Quenstedtoceras intermissum*; **1949** Бодылевский – зона *Arcticoceras ishmae*; **1953** Donovan - зона *Arcticoceras kochi*; Сазонов – зона *Quenstedtoceras henrici*; **1959** Callomon – зоны *Arctocephalites greenlandicus, Cadoceras variable*; **1963** Бодылевский – зона *Longaeviceras keyserlingii*; **1964** Callomon – горизонт *Quenstedtoceras lamberti*; **1973** Surlyk et al. – зоны *Arcticoceras cranocephaloide, Cadoceras calyx, Cadoceras apertum, Cadoceras nordenskjoeldi, Cadoceras cf. septentrionale*; **1975** Imlay - зоны *Cadoceras catostoma, Stenocadoceras stenoloboide*; **1977** Меледина – зоны *Cadoceras emelianzevi, Cadoceras milashevici, Eboraciceras subordinarium*; **1978** Marchand - фаунистический горизонт *Quenstedtoceras paucicostatum*; **1980** Callomon, Sykes – подзоны *Quenstedtoceras lamberti, Quenstedtoceras henrici*; **1987** Poulton – зоны *Cadoceras barnstoni, Cadoceras bodylevskii*; **1984** Callomon – фаунистические горизонты *Stenocadoceras cf. canadense, Cadoceras arcticum, Stenocadoceras canadense, Cadoceras voronetsae, Cadoceras septentrionale, Cadoceras bodylevskii, Longaeviceras pomeroiyense, Stenocadoceras stenoloboide, Cadoceras wosnessenskii, Paracadoceras tonniense, Cadoceras comma*; **1986** Marchand – фаунистический горизонт *Quenstedtoceras praelamberti*; **1988** Callomon et al. - фаунистический горизонт *Cadoceras tolype*; **1989** Callomon et al. – фаунистические горизонты *Cadoceras suevicum α, β, Cadoceras quenstedti*; **1993** Callomon - фаунистические горизонты *Cadoceras apertum α, β, γ, Cadoceras cf. / aff. breve, Cadoceras nordenskjoeldi α, β, Chamoussetia phillipsi, Longaeviceras keyserlingii*; **1994** Меледина – зоны *Cadoceras falsum, Cadoceras anabarense*, слои с *Cadoceras variable*, с *Cadoceras ex gr. elatmae* и *C. falsum*, с *Cadoceras pishmae*; с *Cadoceras simulans*; с *Rondiceras milashevici* и *Kosmoceras sp.*; **1998** Митта, Стародубцева – подзона *Cadoceras subparatruus*, слои с *Cadoceras elatmae*, фаунистические горизонты *Cadoceras falsum, Cadoceras tshernischewi*,

Cadoceras stupachenkoi, Cadochamousetia surensis, Cadochamousetia subpatruus, Chamousetia saratovense; **1999** Гуляев, Киселев - зона Cadoceras infimum; **1999** Гуляев - фаунистические горизонты Cadoceras elatmae, Cadoceras sp. nov., Cadoceras tschernischewi, Cadoceras subpatruum, Cadoceras surensis, Chamousetia saratovensis; **2000** Митта - фаунистический горизонт Chamousetia stuckenbergii; **2001** Гуляев - фаунистические горизонты Cadoceras infimum, Cadoceras cf. infimum; **2002** Gulyaev et al. - фаунистические горизонты Cadoceras poultoni, Cadoceras primaevum, Cadoceras elatmae anabarensis, Cadoceras elatmae elatmae, Chamousetia croblyoides; **2003** Репин – зоны Dolganites adzvensis, Quenstedtoceras raricostatum, Longoceras nikitini, Transilongoceras lambertiforme, Quenstedtoceras pechoricum, Percacosticeras adzvicum, Platylongoceras holdetahli, Quenstedtoceras adzvavomense, Quenstedtoceras pseudoleachi, Kosmoceras duncani - Platychamousetia dertevi, Cadoceras allae – Longoceras sp.; **2003** Киселев и др. - фаунистические горизонты Funiferites allae allae, Funiferites allae subsp. nov., Funiferites patruus, Funiferites funiferus; **2005** Киселев – биогоризонты Cadoceras sokolovi, Cadoceras geerzense, Cadoceras tscheffkini, Cadoceras milashevici khudyaevi, Cadoceras milashevici milashevici, Cadoceras milashevici pura, Longaeviceras praestenolobum, Longaeviceras stenolobum, Longaeviceras alpha, Longaeviceras lahuseni; **2009** Page et. al. - биогоризонты *paucicostatum*  $\alpha$ ,  $\beta$ ,  $\gamma$ ; **2010** Князев и др. - зона Cadoceras tschernyschewi, зона Cadoceras tolype, слои с Cadoceras cf. sublaeve, слои с Rondiceras milashevici и Cadoceras ex gr. durum; **2011** Князев и др. - слои с Cadoceras wosnessenskii, слои с Longaeviceras? stenolobum и Stenocadoceras ex gr. multicostatum; **2015** Гуляев - биогоризонты Paracadoceras vasily, Paracadoceras chvadukasyense; **2017** Князев и др. - зона Cadoceras durum.

**Табл. 2.** Виды и подвиды батских и келловейских кардиоцератид. Слева даны порядковые номера и оригинальные названия всех выделенных таксонов, справа - валидные названия и переопределения непригодных таксонов. Порядковые номера справа проставлены только для валидных таксонов. Родовая (подродовая) принадлежность валидных видов и видовые переопределения невалидных видов даны в трактовке автора.

№	Оригинальное название	Автор	год	Переопределение	№
1.	<i>Ammonites sublaevis</i>	Sowerby	1821	<i>Cadoceras (Cadoceras) sublaeve</i>	1.
2.	<i>Ammonites Lamberti</i>	Sowerby	1821	<i>Lamberticeras lamberti</i>	2.
3.	<i>Ammonites omphaloides</i>	Sowerby	1821	<i>Pavloviceras omphaloides</i>	3.
4.	<i>Ammonites leachi</i>	Sowerby	1821	<i>Quenstedtoceras leachi</i>	4.
5.	<i>Ammonites sutherlandiae</i>	Sowerby	1829	[nom. dub.]	
6.	<i>Ammonites funiferus</i>	Phillips	1829	<i>Funiferites funiferus</i>	5.
7.	<i>Ammonites lenticularis</i>	Phillips	1829	[nom. rej.] <i>Chamousetia buckmani</i>	
8.	<i>Ammonites flexicostatus</i>	Phillips	1829	<i>Quenstedtoceras flexicostatum</i>	6.
9.	<i>Ammonites Frearsi</i>	Orbigny	1845	<i>Cadoceras (Paracadoceras) frearsi</i>	7.
10.	<i>Ammonites Tscheffkini</i>	Orbigny	1845	<i>Cadoceras (Cadoceras) tscheffkini</i>	8.
11.	<i>Ammonites Tscheffkini</i> var. <i>stenolobus</i>	Keyserling	1846	<i>Longaeviceras stenolobum</i>	9.
12.	<i>Ammonites ishmae</i>	Keyserling	1846	<i>Arcticoceras ishmae</i>	10.
13.	<i>Ammonites galdrinus</i>	Orbigny	1847	<i>Funiferites funiferus</i>	11.
14.	<i>Ammonites chamouseti</i>	Orbigny	1847	<i>Chamousetia chamouseti</i>	12.
15.	<i>Ammonites dissimilis</i>	Brown	1849	<i>Eboraciceras dissimile</i>	13.
16.	<i>Ammonites Wosnessenskii</i>	Grewingk	1850	<i>Cadoceras (Protostenocadoceras) wosnessenskii</i>	14.
17.	<i>Ammonites Lamberti macer</i>	Quenstedt	1858	<i>Quenstedtoceras macer</i>	15.
18.	<i>Ammonites Lamberti pinguis</i>	Quenstedt	1858	<i>Eboraciceras pingue</i>	16.
19.	<i>Ammonites vertumnus</i>	Leckenby	1859	<i>Quenstedtoceras leachi</i>	
20.	<i>Ammonites ordinarius</i>	Leckenby	1859	<i>Eboraciceras dissimile</i>	
21.	<i>Ammonites hyperbolicus</i>	Leckenby	1859	<i>Chamousetia hyperbolicum</i>	17.
22.	<i>Ammonites longaevum</i>	Leckenby	1859	<i>Longaeviceras longaevum</i>	18.
23.	<i>Ammonites placenta</i>	Leckenby	1859	<i>Longaeviceras placenta</i>	19.
24.	<i>Ammonites gregarius</i>	Leckenby	1859	<i>Lamberticeras gregarium</i>	20.
25.	<i>Ammonites barnstoni</i>	Meeke	1859	<i>Cadoceras (Catacadoceras) barnstoni</i>	21.
26.	<i>Ammonites carinatus</i>	Eichwald	1865	<i>Cadoceras (Eichwaldiceras) carinatum</i>	22.
27.	<i>Ammonites patruus</i>	Eichwald	1868	<i>Funiferites patruus</i>	23.
28.	<i>Ammonites doroschini</i>	Eichwald	1871	<i>Cadoceras (Protostenocadoceras) doroschini</i>	24.
29.	<i>Ammonites Stuckenbergii</i>	Lahusen	1875	<i>Chamousetia chamouseti</i>	
30.	<i>Amaltheus Elatmae</i>	Nikitin	1878	<i>Cadoceras (Paracadoceras) elatmae</i>	25.
31.	<i>Amaltheus rybinskianus</i>	Nikitin	1878	<i>Eboraciceras rybinskianum</i>	26.

32.	<i>Stephanoceras Milaschevici</i>	Nikitin	1881	<i>Cadoceras (Rondiceras) milaschevici</i>	27.
33.	<i>Stephanoceras compressum</i>	Nikitin	1881	<i>C. (R.) milaschevici morpha compressum</i>	
34.	<i>Amaltheus Mologae</i>	Nikitin	1881	<i>Cadoceras mologae</i>	28.
35.	<i>Cadoceras Schumarowi</i>	Nikitin	1884	<i>Cadoceras schumarowi</i>	29.
36.	<i>Cadoceras subense</i>	Nikitin	1885	<i>Cadochamousetia surensis</i>	30.
37.	<i>Cadoceras subpatruum</i>	Nikitin	1885	<i>Cadochamousetia subpatruus</i>	31.
38.	<i>Ammonites Lamberti crobyloides</i>	Quenstedt	1887	<i>Chamousetia crobyloides</i>	32.
39.	<i>Quenstedticeras damoni</i>	Nikitin	1889	<i>Quenstedtoceras leachi morpha damoni</i>	
40.	<i>Stephanoceras geerzense</i>	Behrendsen	1891	<i>Cadoceras geerzense</i>	33.
41.	<i>Quenstedticeras primigenium</i>	Parona, Bonarelli	1897	? <i>Quenstedtoceras</i> sp. ind.	
42.	<i>Quenstedticeras pseudo-Lamberti</i>	Sinzow	1899	<i>Lamberticeras pseudolamberti</i>	34.
43.	<i>Quenstedticeras subflexicostatum</i>	Sinzow	1899	<i>Lamberticeras lamberti morpha subflexicostatum</i>	
44.	<i>Cadoceras stenoloboide</i>	Pompeckj	1900	<i>Cadoceras stenoloboide</i>	35.
45.	<i>Cadoceras Grewingki</i>	Pompeckj	1900	<i>Pseudocadoceras grewingki</i>	36.
46.	<i>Cadoceras catostoma</i>	Pompeckj	1900	<i>Pseudocadoceras catostoma</i>	37.
47.	<i>Cadoceras Schmidtii</i>	Pompeckj	1900	<i>Pseudocadoceras grewingki</i>	
48.	<i>Cadoceras Petelini</i>	Pompeckj	1900	<i>Pseudocadoceras petelini</i>	38.
49.	<i>Cadoceras Nanseni</i>	Pompeckj	1900	<i>Pseudocadoceras nanseni</i>	39.
50.	<i>Cadoceras crassum</i>	Madsen	1904	<i>Arctocephalites crassus</i>	40.
51.	<i>Cadoceras breve</i>	Blake	1905	<i>Cadoceras (Paracadoceras) breve</i>	41.
52.	<i>Quenstedticeras Henrici</i>	Douville	1912	<i>Lamberticeras henrici</i>	42.
53.	<i>Quenstedticeras Henrici</i> variété <i>Brasilii</i>	Douville	1912	<i>Lamberticeras henrici morpha brasilii</i>	
54.	<i>Quenstedticeras Henrici</i> variété <i>praelamberti</i>	Douville	1912	<i>Lamberticeras praelamberti</i>	43.
55.	<i>Quenstedticeras Pavlowi</i>	Douville	1912	<i>Pavloviceras pavlowi</i>	44.
56.	<i>Cadoceras Tschernichewi</i>	Sokolov	1912	<i>Cadochamousetia tschernichewi</i>	45.
57.	<i>Cadoceras Nikitini</i>	Sokolov	1912	<i>Longaeviceras nikitini</i>	46.
58.	<i>Quenstedticeras Keyserlingi</i>	Sokolov	1912	<i>Longaeviceras nikitini</i>	
59.	<i>Quenstedtoceras Maxsei</i>	Krenkel	1915	<i>Funiferites funiferus</i>	
60.	<i>Quenstedticeras Brasilii</i> var. <i>Bertrandi</i>	Petitclerc	1916	<i>Lamberticeras pseudolamberti</i>	
61.	<i>Quenstedtoceras williamsoni</i>	Buckman	1918	<i>Eboraciceras williamsoni</i>	47.
62.	<i>Vertumniceras spatium</i>	Buckman	1918	<i>Quenstedtoceras leachi morpha spatium</i>	
63.	<i>Pseudocadoceras boreale</i>	Buckman	1918	<i>Pseudocadoceras boreale</i>	48.
64.	<i>Quenstedtoceras collieri</i>	Reeside	1919	<i>Lamberticeras collieri</i>	49.
65.	<i>Weissermeliceris longilobatum</i>	Buckman	1920	<i>Eboraciceras longilobatum</i>	50.
66.	<i>Eboraciceras subordinarium</i>	Buckman	1920	<i>Eboraciceras dissimile morpha subordinarium</i>	
67.	<i>Pavloviceras bathyomphalum</i>	Buckman	1921	<i>Pavloviceras omphaloides morpha bathyomphalum</i>	
68.	<i>Pavloviceras stibarum</i>	Buckman	1921	<i>Pavloviceras omphaloides</i>	
69.	<i>Catacephalites durus</i>	Buckman	1922	<i>Cadoceras (Cadoceras) sublaeve durus</i>	51.
70.	<i>Sutherlandiceras albisaxum</i>	Buckman	1922	[nom. dub.]	
71.	<i>Bourkelamberticeras intermissum</i>	Buckman	1922	<i>Quenstedtoceras intermissum</i>	52.
72.	<i>Cadoceras tolype</i>	Buckman	1923	<i>Cadoceras (Cadoceras) tolype</i>	53.
73.	<i>Eboraciceras cadiforme</i>	Buckman	1923	<i>Eboraciceras dissimile morpha cadiforme</i>	
74.	<i>Quenstedticeras Holtedahli</i>	Salfeld, Frebold	1924	<i>Platylongoceras holtedahli</i>	54.
75.	<i>Pseudocadoceras ? laminatum</i>	Buckman	1927	<i>Pseudocadoceras laminatum</i>	55.
76.	<i>Pseudocadoceras ? concinnum</i>	Buckman	1927	<i>Pseudocadoceras laminatum</i>	
77.	<i>Cadoceras Sysolae</i>	Khudyayev	1927	<i>Cadoceras (Rondiceras) milaschevici milaschevici</i>	
78.	<i>Paracadoceras harvei</i>	Crickmay	1930	<i>Cadoceras (Paracadoceras) harvei</i>	56.
79.	<i>Cadoceras brooksi</i>	Crickmay	1930	<i>Cadoceras (Paracadoceras) harvei</i>	
80.	<i>Arctocephalites greenlandicus</i>	Spath	1932	<i>Arctocephalites greenlandicus</i>	57.
81.	<i>Arcticoceras kochi</i>	Spath	1932	<i>Arcticoceras ishmae (Keys.) morpha ishmae (Keys.)</i>	
82.	<i>Arcticoceras kochi</i> var. <i>pseudolamberti</i>	Spath	1932	<i>Arcticoceras</i> sp.	
83.	<i>Arcticoceras michaelis</i>	Spath	1932	<i>Pseudocadoceras (Costacadoceras) michaelis</i>	58.
84.	<i>Cadoceras freboldi</i>	Spath	1932	<i>Arctocephalites freboldi</i>	59.
85.	<i>Cadoceras pseudishmae</i>	Spath	1932	<i>Arcticoceras ishmae morpha pseudishmae</i>	
86.	<i>Cadoceras variabile</i>	Spath	1932	<i>Cadoceras (Catacadoceras) variabile</i>	60.
87.	<i>Cadoceras variabile</i> var. <i>occlusa</i>	Spath	1932	<i>Cadoceras (Catacadoceras) variabile</i>	
88.	<i>Cadoceras calyx</i>	Spath	1932	<i>Cadoceras calyx</i>	61.
89.	<i>Cadoceras franciscus</i>	Spath	1932	<i>Cadoceras calyx morpha franciscus</i>	
90.	<i>Cadoceras dubium</i>	Spath	1932	<i>Cadoceras calyx morpha dubium</i>	
91.	<i>Cadoceras victor</i>	Spath	1932	<i>Cadoceras calyx morpha victor</i>	
92.	<i>Paracadoceras ammon</i>	Spath	1932	<i>Cadoceras calyx morpha ammon</i>	
93.	<i>Cadoceras rubrum</i>	Spath	1932	<i>Cadoceras (Paracadoceras) rubrum</i>	62.
94.	<i>Cadoceras stenolobum</i> var. <i>densicostata</i>	Spath	1932	<i>Longaeviceras stenolobum</i>	
95.	<i>Cadoceras simulans</i>	Spath	1932	<i>Cadoceras simulans</i>	63.
96.	<i>Cadoceras orbis</i>	Spath	1932	<i>Cadoceras geerzense</i>	
97.	<i>Cadoceras quenstedti</i>	Spath	1932	<i>Bullatimorphites quenstedti</i>	
98.	<i>Cadoceras rugosum</i>	Spath	1932	<i>Cadoceras (Cadoceras) sublaeve</i>	
99.	<i>Pseudocadoceras Sintzowi</i>	Maire	1932	<i>Quenstedtoceras macer</i>	

100.	<i>Quenstedticeras Fournieri</i>	Gerard et Contaut	1936	<i>Cadoceras (Protolongaeviceras) fournieri</i>	64.
101.	<i>Quenstedticeras ancestrale</i>	Maire	1937	<i>Quenstedtoceras intermissum</i>	
102.	<i>Quenstedticeras (Bourkelamberticeras) antiquum</i>	Maire	1937	<i>Quenstedtoceras intermissum</i>	
103.	<i>Quenstedticeras (Bourkelamberticeras) intermissum var. orbis</i>	Maire	1937	<i>Quenstedtoceras intermissum morpha orbis</i>	
104.	<i>Quenstedticeras (Bourkelamberticeras) intermissum armata</i>	Maire	1937	<i>Quenstedtoceras leachi morpha damoni</i>	
105.	<i>Quenstedticeras (Bourkelamberticeras) roberti</i>	Maire	1937	<i>Quenstedtoceras intermissum</i>	
106.	<i>Quenstedticeras (Bourkelamberticeras) flexicostatum var. Orbignyi</i>	Maire	1937	<i>Lamberticeras lamberti morpha subflexicostatum</i>	
107.	<i>Quenstedticeras (Bourkelamberticeras) flexicostatum var. Zieteni</i>	Maire	1937	<i>Lamberticeras cf. praelamberti</i>	
108.	<i>Quenstedticeras (Bourkelamberticeras) Lamberti var. gregariaeformis</i>	Maire	1937	<i>Quenstedticeras gregariaeformis</i>	65.
109.	<i>Quenstedticeras Lamberti var. intermedia</i>	Maire	1937	<i>Lamberticeras cf. pseudolamberti</i>	
110.	<i>Quenstedticeras Lamberti var. quenstedti</i>	Maire	1937	<i>Lamberticeras cf. lamberti</i>	
111.	<i>Quenstedticeras (Bourkelamberticeras) Lamberti var. pseudo-Mariae</i>	Maire	1937	<i>Pavloviceras cf. omphaloides</i>	
112.	<i>Quenstedticeras (Bourkelamberticeras) Brasili var. Lahuseni</i>	Maire	1937	<i>Lamberticeras cf. pseudolamberti</i>	
113.	<i>Quenstedticeras Henrici var. pseudo-Brasili</i>	Maire	1937	<i>Lamberticeras sp. juv.</i>	
114.	<i>Quenstedticeras (?Vertumnicerias) Weissermeli</i>	Maire	1937	<i>Pavloviceras cf. omphaloides</i>	
115.	<i>Quenstedticeras (?B.) Lorioli</i>	Maire	1937	<i>Quenstedtoceras sp.</i>	
116.	<i>Quenstedticeras (Pawluciceras) Douvillei</i>	Maire	1937	<i>Pavloviceras omphaloides morpha bathyomphalum</i>	
117.	<i>Quenstedtoceras (Eboraciceras) grande</i>	Arkell	1939	<i>Eboraciceras grande</i>	66.
118.	<i>Quenstedticeras novosemelicus</i>	Bodylevsky	1949	<i>Percacosticeras novosemelicum</i>	67.
119.	<i>Cadoceras jungensis</i>	Sasonov	1953	[nom. prov.]	
120.	<i>Cadoceras comma</i>	Imlay	1953	<i>Cadoceras (Paracadoceras) comma</i>	68.
121.	<i>Cadoceras glabrum</i>	Imlay	1953	<i>Cadoceras (Paracadoceras) glabrum</i>	69.
122.	<i>Cadoceras bathomphalum</i>	Imlay	1953	<i>Cadoceras bathomphalum</i>	70.
123.	<i>Cadoceras tenuicostatum</i>	Imlay	1953	<i>Cadoceras (Protostenocadoceras) tenuicostatum</i>	71.
124.	<i>Cadoceras kialagvikense</i>	Imlay	1953	<i>Cadoceras (Protostenocadoceras) wosnessenskii</i>	
125.	<i>Cadoceras (Paracadoceras) moffitti</i>	Imlay	1953	<i>Cadoceras (Paracadoceras) moffitti</i>	72.
126.	<i>Cadoceras (Paracadoceras) multiforme</i>	Imlay	1953	<i>Cadoceras (Paracadoceras) multiforme</i>	73.
127.	<i>Cadoceras (Paracadoceras) tonniense</i>	Imlay	1953	<i>Cadoceras (Paracadoceras) multiforme</i>	
128.	<i>Cadoceras (Paracadoceras) chisikense</i>	Imlay	1953	<i>Cadoceras (Paracadoceras) chisikense</i>	74.
129.	<i>Cadoceras (Stenocadoceras) multicostatum</i>	Imlay	1953	<i>Stenocadoceras multicostatum</i>	75.
130.	<i>Cadoceras (Stenocadoceras) striatum</i>	Imlay	1953	<i>Stenocadoceras striatum</i>	76.
131.	<i>Cadoceras (Stenocadoceras) iniskinense</i>	Imlay	1953	<i>Stenocadoceras iniskinense</i>	77.
132.	<i>Cadoceras (Stenocadoceras) bowserense</i>	Imlay	1953	<i>Stenocadoceras stenoloboide</i>	
133.	<i>Cadoceras (Stenocadoceras) pomeroyense</i>	Imlay	1953	? <i>Cadoceras (Protolongaeviceras) pomeroyense</i>	78.
134.	<i>Pseudocadoceras crassicostatum</i>	Imlay	1953	<i>Pseudocadoceras crassicostatum</i>	79.
135.	<i>Pseudocadoceras chinitense</i>	Imlay	1953	<i>Pseudocadoceras chinitense</i>	80.
136.	<i>Arcticoceras stepankovi</i>	Tuchkov	1954	<i>Arcticoceras ishmae morpha stepankovi</i>	
137.	<i>Cadoceras primaevum</i>	Sasonov	1957	<i>Cadoceras (Paracadoceras) primaevum</i>	81.
138.	<i>Cadoceras mundum</i>	Sasonov	1957	<i>Pseudocadoceras mundum</i>	82.
139.	<i>Cadoceras postelatmae</i>	Sasonov	1957	<i>Cadoceras (Paracadoceras) postelatmae</i>	83.
140.	<i>Quenstedticeras irinae</i>	Sasonov	1957	<i>Lamberticeras pseudolamberti</i>	
141.	<i>Quenstedticeras principale</i>	Sasonov	1957	<i>Longaeviceras principale</i>	84.
142.	<i>Quenstedticeras cumpressum</i>	Sasonov	1957	<i>Longaeviceras cumpressum</i>	85.
143.	<i>Quenstedticeras involutus</i>	Troizkaya	1959	<i>Lamberticeras cf. lamberti</i>	
144.	<i>Quenstedticeras trapezoidalis</i>	Troizkaya	1959	<i>Quenstedtoceras leachi morpha trapezoidalis</i>	
145.	<i>Quenstedticeras angulatum</i>	Troizkaya	1959	<i>Quenstedtoceras leachi</i>	
146.	<i>Cadoceras (Catacadoceras) laptievi</i>	Bodylevsky	1960	<i>Cadoceras (Catacadoceras) barnstoni</i>	
147.	<i>Cadoceras (Catacadoceras) ognevi</i>	Bodylevsky	1960	<i>Cadoceras (Catacadoceras) barnstoni morpha ognevi</i>	
148.	<i>Cadoceras bjegitschevi</i>	Bodylevsky	1960	<i>Cadoceras bjegitschevi</i>	86.
149.	<i>Cadoceras (Paracadoceras) anabarensis</i>	Bodylevsky	1960	<i>Cadoceras (Paracadoceras) anabarensis</i>	87.
150.	<i>Cadoceras nikolajevi</i>	Bodylevsky	1960	<i>Cadoceras nikolajevi</i>	88.
151.	<i>Cadoceras lahuseni</i>	Bodylevsky	1960	<i>Longaeviceras lahuseni</i>	89.
152.	<i>Cadoceras innocentii</i>	Bodylevsky	1960	? <i>Protolongaeviceras innocentii</i>	90.
153.	<i>Quenstedticeras henrici var. balcaricus</i>	Khimshiashvili	1961	? <i>Lamberticeras sp.</i>	
154.	<i>Quenstedticeras daghestanicum</i>	Khimshiashvili	1961	<i>Lamberticeras lamberti</i>	
155.	<i>Quenstedticeras (Quenstedticeras) luppovi</i>	Amannysov	1962	<i>Quenstedtoceras luppovi</i>	91.
156.	<i>Quenstedticeras (Pavloviceras) krimholzi</i>	Amannysov	1962	<i>Properisphinctes sp.</i>	
157.	<i>Arcticoceras excentricum</i>	Voronez	1962	<i>Arcticoceras ishmae morpha stepankovi</i>	
158.	<i>Cadoceras falsum</i>	Voronez	1962	<i>Cadoceras falsum</i>	92.
159.	<i>Cadoceras emelianzevi</i>	Voronez	1962	<i>Cadoceras emelianzevi</i>	93.
160.	<i>Cadoceras subcalyx</i>	Voronez	1962	<i>Cadoceras (Catacadoceras) barnstoni morpha subcalyx</i>	
161.	<i>Cadoceras densicostatum</i>	Voronez	1962	[nom. nud.] <i>Pseudocadoceras (Costacadoceras) sp.</i>	
162.	<i>Cadoceras subtenuicostatum</i>	Voronez	1962	<i>Cadoceras (Paracadoceras) subtenuicostatum</i>	94.

163.	<i>Cadoceras subcatostoma</i>	Voronez	1962	<i>Cadoceras (Catacadoceras) barnstoni</i>	
164.	<i>Cadoceras ventroplanum</i>	Voronez	1962	<i>Cadoceras (Catacadoceras) barnstoni</i>	
165.	<i>Cadoceras perrarum</i>	Voronez	1962	<i>Cadoceras (Catacadoceras) barnstoni</i> morpha <i>perrarum</i>	
166.	<i>Cadoceras milashevici</i> var. <i>pura</i>	Voronez	1962	<i>Cadoceras (Rondiceras) milashevici pura</i>	95.
167.	<i>Cadoceras declinatum</i>	Voronez	1962	<i>Cadoceras tolype</i>	
168.	<i>Arcticoceras lenaense</i>	Voronez	1963	[MS] <i>Arcticoceras ishmae</i>	
169.	<i>Arcticoceras (Incstarcticoceras) tenuicostatum</i>	Voronez	1963	[MS] <i>Arcticoceras ishmae</i>	
170.	<i>Arcticoceras (Incstarcticoceras) intercostatum</i>	Voronez	1963	[MS] <i>Arcticoceras ishmae</i>	
171.	<i>Cadoceras (Niigoceras) angardamense</i>	Voronez	1963	[MS] <i>Pseudocadoceras (Costacadoceras) bluethgeni</i>	
172.	<i>Cadoceras (Niigoceras) atyrkanense</i>	Voronez	1963	[MS] <i>Pseudocadoceras (Costacadoceras) bluethgeni</i>	
173.	<i>Cadoceras glabroides</i>	Voronez	1963	[MS] <i>Cadoceras (Paracadoceras) cf. glabrum</i>	
174.	<i>Quenstedticeras olenekense</i>	Voronez	1963	[MS] <i>Platylongoceras</i> sp.	
175.	<i>Quenstedticeras originale</i>	Voronez	1963	[MS] <i>Longaeviceras</i> sp. juv.	
176.	<i>Quenstedticeras originale</i> var. <i>calliga</i>	Voronez	1963	[MS] <i>Longaeviceras</i> sp. juv.	
177.	<i>Quenstedticeras originale</i> var. <i>duplex</i>	Voronez	1963	[MS] <i>Longaeviceras</i> sp. juv.	
178.	<i>Cadoceras septentrionale</i>	Frebold	1964	<i>Cadoceras tolype</i>	
179.	<i>C. septentrionale</i> var. <i>latidorsata</i>	Frebold	1964	<i>Cadoceras tolype</i> morpha <i>septentrionale latidorsata</i>	
180.	<i>Cadoceras voronetsae</i>	Frebold	1964	<i>Cadoceras (Rondiceras) milashevici pura</i>	
181.	<i>Cadoceras bodylevskii</i>	Frebold	1964	<i>Cadoceras bodylevskii</i>	96.
182.	<i>Cadoceras arcticum</i>	Frebold	1964	<i>Cadoceras arcticum</i>	97.
183.	<i>Cadoceras barnstoni</i> var. <i>C. arcuata</i>	Frebold	1964	<i>Cadoceras (Catacadoceras) barnstoni</i>	
184.	<i>Cadoceras (Stenocadoceras) canadense</i>	Frebold	1964	<i>Stenocadoceras multicosatum</i> morpha <i>canadense</i>	
185.	<i>Pseudocadoceras cuneatum</i>	Sasonov	1965	<i>Pseudocadoceras cuneatum</i>	98.
186.	<i>Pseudocadoceras suraense</i>	Sasonov	1965	<i>Pseudocadoceras (Novocadoceras) suraense</i>	99.
187.	<i>Cadoceras proniense</i>	Sasonov	1965	<i>Cadoceras proniense</i>	100.
188.	<i>Quenstedticeras tsitovitchae</i>	Paryshev	1968	<i>Pseudocadoceras tsitovitchae</i>	101.
189.	<i>Quenstedticeras (Quenstedticeras) novus</i>	Troizkaya	1969	<i>Quenstedticeras</i> sp.	
190.	<i>Cardioceras paucicostatum</i>	Lange	1973	<i>Quenstedticeras paucicostatum</i>	102.
191.	<i>Quenstedticeras schauenburgensis</i>	Maubeuge	1975	<i>Quenstedticeras</i> sp. juv.	
192.	<i>Longaeviceras staffinense</i>	Sykes	1975	<i>Percacosticeras staffinense</i>	103.
193.	<i>Quenstedticeras (Quenstedticeras) gunibicum</i>	Lominadze	1975	<i>Quenstedticeras</i> cf. <i>leachi</i>	
194.	<i>Quenstedticeras (Quenstedticeras) caucasicum</i>	Lominadze	1975	<i>Quenstedticeras luppovi</i>	
195.	<i>Chamousetia multicosata</i>	Paryshev	1977	<i>Eckhardites multicosatus</i>	104.
196.	<i>Chamousetia recticostata</i>	Paryshev	1977	? <i>Eckhardites recticostatus</i>	105.
197.	<i>Quenstedticeras planus</i>	Paryshev	1977	<i>Pseudocadoceras planus</i>	106.
198.	<i>Quenstedticeras furcacostatus</i>	Paryshev	1977	<i>Pseudocadoceras furcacostatus</i>	107.
199.	<i>Cadoceras (Cadoceras) lenaense</i>	Meledina	1977	<i>Cadoceras (Cadoceras) lenaense</i>	108.
200.	<i>Pseudocadoceras insolitum</i>	Meledina	1977	<i>Pseudocadoceras insolitum</i>	109.
201.	<i>Eboraceras taimyrense</i>	Meledina	1977	<i>Cadoceras taimyrense</i>	110.
202.	<i>Longaeviceras bodylevskii</i>	Meledina	1977	<i>Longaeviceras bodylevskii</i>	111.
203.	<i>Longaeviceras filarum</i>	Meledina	1977	<i>Longaeviceras filarum</i>	112.
204.	<i>Quenstedticeras (Soaniceras) angustatum</i>	Meledina	1977	<i>Soaniceras angustatum</i>	113.
205.	<i>Quenstedticeras (Soaniceras) parvulum</i>	Meledina	1977	<i>Soaniceras parvulum</i>	114.
206.	<i>Cadoceras</i> s. ampl. (ad. lib. <i>Eboraceras</i> ) <i>sysolae grossicus</i>	Romanovitch	1980	<i>Longaeviceras stenolobum grossicus</i>	115.
207.	<i>Costacadoceras bluethgeni</i>	Rawson	1982	<i>Pseudocadoceras (Costacadoceras) bluethgeni</i>	116.
208.	<i>Arcticoceras harlandi</i>	Rawson	1982	<i>Arcticoceras ishmae</i> morpha <i>ishmae</i>	
209.	<i>Arcticoceras cranocephaloide</i>	Callomon	1985	<i>Arcticoceras cranocephaloide</i>	117.
210.	<i>Cadoceras apertum</i>	Callomon	1985	<i>Cadoceras apertum</i>	118.
211.	<i>Cadoceras nordenskjoldi</i>	Callomon	1985	<i>Cadoceras nordenskjoldi</i>	119.
212.	<i>Quenstedticeras messiaeni</i>	Marchand	1986	<i>Lamberticeras messiaeni</i>	120.
213.	<i>Arctocephalites amundseni</i>	Poulton	1987	<i>Arctocephalites amundseni</i>	121.
214.	<i>Arctocephalites frami</i>	Poulton	1987	<i>Arctocephalites frami</i>	122.
215.	<i>Arctocephalites (?) belli</i>	Poulton	1987	<i>Arctocephalites belli</i>	123.
216.	<i>Cadoceras suevicum</i>	Callomon, Dietl	1989	<i>Cadoceras (Paracadoceras) suevicum</i>	124.
217.	<i>Chamousetia phillipsi</i>	Callomon, Wright	1989	<i>Chamousetia chamouseti</i>	
218.	<i>Chamousetia buckmani</i>	Callomon, Wright	1989	<i>Chamousetia buckmani</i>	125.
219.	<i>Chamousetia saratovensis</i>	Callomon, Wright	1989	<i>Chamousetia saratovensis</i>	126.
220.	<i>Pseudocadoceras whithami</i>	Callomon, Wright	1989	<i>Pseudocadoceras (Costacadoceras) whithami</i>	127.
221.	<i>Longaeviceras polonicum</i>	Callomon, Wright	1989	<i>Pseudocadoceras (Percacosticeras) polonicum</i>	128.
222.	<i>Arcticoceras crassiplicatum</i>	Callomon	1993	[nom. prov.]	
223.	<i>Cadoceras coriniense</i>	Callomon	1993	[nom. prov.]	
224.	<i>Cadoceras (Paracadoceras) pishmae</i>	Meledina	1994	<i>Cadoceras (Paracadoceras) pishmae</i>	129.
225.	<i>Pseudocadoceras (Costacadoceras) bellator</i>	Kiselev	1996	<i>Pseudocadoceras (Costacadoceras) bellator</i>	130.
226.	<i>Pseudocadoceras (Pseudocadoceras) sasonovi</i>	Kiselev	1996	<i>Pseudocadoceras sasonovi</i>	131.
227.	<i>Pseudocadoceras (Pseudocadoceras) homoeomorphum</i>	Kiselev	1996	<i>Pseudocadoceras cuneatum</i>	
228.	<i>Pseudocadoceras (Pseudocadoceras)</i>	Kiselev	1996	<i>Pseudocadoceras agitabile</i>	132.



	<i>agitabile</i>				
229.	<i>Cadoceras (Bryocadoceras) sokolovi</i>	Kiselev	1997	<i>Cadoceras (Cadoceras) sokolovi</i>	133.
230.	<i>Costacadoceras pisciculus</i>	Gulyaev	1997	<i>Pseudocadoceras (Costacadoceras) pisciculus</i>	134.
231.	<i>Cadoceras (Bryocadoceras) laetum</i>	Gulyaev	1997	<i>Cadoceras laetum</i>	135.
232.	<i>Stenocadoceras? confusum</i>	Gulyaev	1997	<i>Cadoceras? confusum</i>	136.
233.	<i>Cadoceras stupachenkoi</i>	Mitta	1998	<i>Cadochamoussetia stupachenkoi</i>	137.
234.	<i>Cadoceras (Catacadoceras) infimum</i>	Gulyaev, Kiselev	1999	<i>Cadoceras (Catacadoceras) infimum</i>	138.
235.	<i>Cadoceras (Cadoceras) allae</i>	Kiselev	1999	<i>Funiferites allae</i>	139.
236.	<i>Cadoceras (Bryocadoceras) bryocostilatum</i>	Kiselev	1999	<i>Cadoceras (Cadoceras) bryocostilatum</i>	140.
237.	<i>Cadoceras (Bryocadoceras) vetulum</i>	Kiselev	1999	<i>Cadoceras (Cadoceras) vetulum</i>	141.
238.	<i>Cadoceras (Eichwaldiceras) carinatiforme</i>	Kiselev	1999	<i>Cadoceras (Eichwaldiceras) carinatiforme</i>	142.
239.	<i>Pseudocadoceras (Pseudocadoceras) macellum</i>	Kiselev	1999	<i>Pseudolongaeviceras macellum</i>	143.
240.	<i>Pseudocadoceras (Pseudocadoceras) tribulatum</i>	Kiselev	1999	<i>Pseudolongaeviceras tribulatum</i>	144.
241.	<i>Pseudocadoceras (Soaniceras) meledinae</i>	Kiselev	1999	<i>Pseudolongaeviceras tribulatum</i>	
242.	<i>Pseudocadoceras (Percacosticeras) gulyaevi</i>	Kiselev	1999	<i>Percacosticeras callomoni</i>	
243.	<i>Pseudocadoceras (Percacosticeras) callomoni</i>	Kiselev	1999	<i>Percacosticeras callomoni</i>	145.
244.	<i>Pseudocadoceras (Novocadoceras) diffusum</i>	Kiselev	1999	<i>Pseudocadoceras (Novocadoceras) diffusum</i>	146.
245.	<i>Cadoceras (Paracadoceras) recidivum</i>	Kiselev	2001	<i>Cadoceras (Paracadoceras) recidivum</i>	147.
246.	<i>Longaeviceras alpha</i>	Kiselev	2001	<i>Longaeviceras alpha</i>	148.
247.	<i>Dolganites adzvensis</i>	Repin	2002	<i>Dolganites adzvensis</i>	149.
248.	<i>Dolganites sibiricus</i>	Repin	2002	<i>Dolganites sibiricus</i>	150.
249.	<i>Longoceras raricostatum</i>	Repin	2002	<i>Pseudolongaeviceras raricostatum</i>	151.
250.	<i>Platylongoceras pechoricum</i>	Repin	2002	<i>Platylongoceras pechoricum</i>	152.
251.	<i>Transilongoceras lambertiforme</i>	Repin	2002	<i>Lamberticeras lambertiforme</i>	153.
252.	<i>Chamoussetia (Platychamoussetia) dertevi</i>	Repin	2002	<i>Chamoussetia</i> sp.	
253.	<i>Quenstedtoceras (Quenstedtoceras) adzvavomense</i>	Repin	2002	<i>Quenstedtoceras adzvavomense</i>	154.
254.	<i>Quenstedtoceras (Quenstedtoceras) pseudoleachi</i>	Repin	2002	<i>Quenstedtoceras adzvavomense</i>	
255.	<i>Quenstedtoceras (Lamberticeras) pechoricum</i>	Repin	2002	<i>Quenstedtoceras adzvavomense</i>	
256.	<i>Cadoceras (Streptocadoceras) arcticoides</i>	Kiselev, Meledina	2004	<i>Cadoceras (Protolongaeviceras) arcticoides</i>	155.
257.	<i>Longaeviceras praestenolobum</i>	Kiselev, Meledina	2004	<i>Longaeviceras praestenolobum</i>	156.
258.	<i>Cadoceras (Cadoceras) tschegemicum</i>	Lominadze	2004	<i>Cadoceras (Paracadoceras) breve</i>	
259.	<i>Cadoceras (Cadoceras) loginovae</i>	Lominadze	2004	<i>Cadochamoussetia tschernichevi</i>	
260.	<i>Paracadoceras keuppi</i>	Mitta	2005	<i>Cadoceras (Catacadoceras) infimum</i>	
261.	<i>Paracadoceras nageli</i>	Mitta	2005	<i>Cadoceras (Catacadoceras) nageli</i>	157.
262.	<i>Paracadoceras efimovi</i>	Mitta	2005	<i>Cadoceras (Catacadoceras) nageli</i> morpha <i>efimovi</i>	
263.	<i>C. poultoni</i>	Gulyaev	2005	<i>Cadoceras (Paracadoceras) breve</i>	
264.	<i>Ch. uzhovkensis</i>	Gulyaev	2005	<i>Chamoussetia saratovensis</i>	
265.	<i>Cadoceras (Rondiceras) milashevici khudyaevi</i>	Kiselev	2006	<i>Cadoceras (Rondiceras) milashevici khudyaevi</i>	158.
266.	<i>Arcticoceras ishmae tenuicostatum</i>	Repin	2006	<i>Arcticoceras ishmae</i> morpha. <i>tenuicostatum</i>	
267.	<i>Rondiceras stenolobum maksarensense</i>	Repin	2006	<i>Longaeviceras alpha</i>	
268.	<i>Longaeviceras (Soaniceras) sazovovi</i>	Repin	2006	<i>Longaeviceras cumpressum</i>	
269.	<i>Percacosticeras adzvicum</i>	Repin	2006	<i>Percacosticeras novosemelicum</i>	
270.	<i>Percacosticeras staffinense pechoricum</i>	Repin	2006	<i>Percacosticeras</i> cf. <i>staffinense</i>	
271.	<i>Percacosticeras polonicum boreale</i>	Repin	2006	<i>Percacosticeras polonicum</i>	
272.	<i>Platylongoceras? komiense</i>	Repin	2006	<i>Platylongoceras holtedahli</i>	
273.	<i>Eboraciceras costastriatum</i>	Repin	2007	<i>Cadoceras</i> cf. <i>taimyrense</i>	
274.	<i>Pseudocadoceras sedovi</i>	Repin	2007	? <i>Pseudocadoceras sedovi</i>	159.
275.	<i>Pseudocadoceras nanseni planum</i>	Repin	2007	<i>Cadoceratinae</i> sp. ind.	
276.	<i>Anabariceras meledinae</i>	Stolyarova	2007	<i>Soaniceras angustatum</i>	
277.	<i>Anabariceras aspectabile</i>	Stolyarova	2007	? <i>Soaniceras</i> sp.	
278.	<i>Costacadoceras postpisciculus</i>	Alyfirov	2009	<i>Pseudocadoceras (Costacadoceras) postpisciculus</i>	160.
279.	<i>Cadoceras sakharovi</i>	Mitta	2011	<i>Cadoceras sakharovi</i>	161.
280.	<i>Paracadoceras vasily</i>	Gulyaev	2015	[nom. prov.]	
281.	<i>Paracadoceras chvadukasyense</i>	Gulyaev	2015	[nom. prov.]	
282.	<i>Cadoceras quenstedtiforme</i>	Mitta, Dietl	2015	<i>Cadoceras quenstedtiforme</i>	162.
283.	<i>Cadoceras wutachense</i>	Mitta, Dietl	2015	<i>Cadoceras wutachense</i>	163.
284.	<i>Cadoceras bellabimba</i>	Mitta	2016	<i>Cadoceras bellabimba</i>	164.
285.	<i>Funiferites allae compressum</i>	Kiselev	2018	<i>Funiferites allae compressum</i>	165.
286.	<i>Cadoceras (Eichwaldiceras) intermedium</i>	Kiselev	2018	<i>Cadoceras (Eichwaldiceras) intermedium</i>	166.

**Таблица 3а.** Географическое распространение видов кардиоцератид в бате в регионах и палеобиохоремах Панбореальной надобласти.

№	виды кардиоцератид	С. Кавказ, Туранская плита	Бореально-Атлантическая обл.	Русская плита	Печорская плита	Восточная Гренландия	Шпицберген	Гренландская провинция	Земля Франца-Иосифа	Новая Земля	Северная Сибирь	Северо-Сибирская провинция	Северо-Тихоокеанская пров.	Южная Аляска	Бр. Колумбия, Скалистые горы	Бореально - Тихоокеанская пров.
		1.	<i>Arctocephalites freboldi</i>										?			
2.	<i>Arctocephalites greenlandicus</i>															
3.	<i>Arctocephalites crassus</i>															
4.	<i>Arctocephalites frami</i>															
5.	<i>Arctocephalites belli</i>										cf	cf				
6.	<i>Arctocephalites amundseni</i>										cf	cf				
7.	<i>Arctocephalites kigilakhensis</i>								cf							
8.	<i>Arcticoceras ishmae</i>															
9.	<i>Arcticoceras cranocephaloide</i>															
10.	<i>Arcticoceras crassiplicatum</i> [MS]															
11.	<i>Cadoceras (Catacadoceras) variabile</i>								cf							
12.	<i>Cadoceras (Catacadoceras) barnstoni</i>															
13.	<i>Cadoceras (Catacadoceras) nageli</i>															
14.	<i>Cadoceras (Catacadoceras) infimum</i>															
15.	<i>Cadoceras (Catacadoceras) sakharovi</i>															
16.	<i>Cadoceras calyx calyx</i>															
17.	<i>Cadoceras calyx involutum</i>															
18.	<i>Cadoceras lenaense</i>															
19.	<i>Cadoceras bodylevskiyi</i>															
20.	<i>Ps. (Costacadoceras) michaelis</i>															
21.	<i>Ps. (Costacadoceras) bluethgeni</i>															
22.	<i>Ps. (Costacadoceras) pisciculus</i>	?														

**Таблица 3б.** Географическое распространение видов кардиоцератид в нижнем келловее в регионах и палеобиохоремах Панбореальной надобласти.

№	виды кардиоцератид	С-3 Европа	С. Кавказ, Туранская плита	Печорская плита	Русская плита	Бореально-Атлантическая обл.	Восточная Гренландия	Шпицберген	Гренландская провинция	Земля Франца-Иосифа	Новая Земля	Северная Сибирь	Северо-Сибирская провинция	Северо-Тихоокеанская пров.	Южная Аляска	Бр. Колумбия, Скалистые горы	Бореально - Тихоокеанская пров.
		23.	<i>Cadoceras (Paracadoceras) comma</i>														
24.	<i>Cadoceras (Paracadoceras) glabrum</i>																
25.	<i>Cadoceras (Paracadoceras) glabrum part.</i>																
26.	<i>Cadoceras (Paracadoceras) moffiti</i>																
27.	<i>Cadoceras (Paracadoceras) multiforme</i>																
28.	<i>Cadoceras (Paracadoceras) chisikense</i>																
29.	<i>Cadoceras (Paracadoceras) anabarense</i>																



**Таблица 3в.** Географическое распространение видов кардиоцератид в среднем келловее в регионах и палеобиохоремах Панбореальной надобласти.

№	виды кардиоцератид	Регионы и палеобиохоремы															
		С-3 Европа	С. Кавказ, Туранская плита	Печорская плита	Русская плита	Борсально-Атлантическая обл.	Восточная Гренландия	Шпицберген	Гренландская провинция	Земля Франца-Иосифа	Новая Земля	Северная Сибирь	Северо-Сибирская провинция	Северо-Тихоокеанская пров.	Южная Аляска	Бр. Колумбия, Скалистые горы	Борсально - Тихоокеанская пров.
1.	<i>Cadoceras (Paracadoceras) postelatmae</i>																
2.	<i>Cadoceras (Paracadoceras) comma part.</i>				cf	cf											
3.	<i>Cadoceras (Protolongaeviceras) arcticum</i>																
4.	<i>Cadoceras (Protolongaeviceras) innocentii</i>																
5.	<i>Cadoceras (Protolongaeviceras) arcticoides</i>																
6.	? <i>Cadoceras (Protolongaeviceras) pomeroyense</i>							cf	cf								
7.	<i>Cadoceras (Eichwaldiceras) carinatiforme</i>																
8.	<i>Cadoceras (Cadoceras) proniense</i>																
9.	<i>Cadoceras (Cadoceras) bryocostilatum</i>																
10.	<i>Cadoceras (Cadoceras) declinatum</i>																
11.	<i>Cadoceras (Rondiceras) milashevici</i>																
12.	<i>Cadoceras (Protostenocadoceras) tenuicostatum</i>																
13.	<i>Cadoceras (Protostenocadoceras) wosnessenskii</i>																
14.	<i>Cadoceras (Protostenocadoceras) kialagvikense</i>																
15.	<i>Cadoceras taimyrense</i>																
16.	<i>Cadoceras nikolajevi</i>																
17.	<i>Cadoceras schumarovi</i>																
18.	<i>Cadoceras bjegitschevi</i>																
19.	? <i>Dolganites sibiricus</i>																
20.	<i>Longaeviceras praestenoobum</i>																
21.	<i>Longaeviceras stenolobum</i>																
22.	<i>Longaeviceras alpha</i>																
23.	<i>Stenocadoceras stenoboide</i>																
24.	<i>Stenocadoceras multicoatum</i>							cf	cf								
25.	<i>Stenocadoceras striatum</i>																
26.	<i>Stenocadoceras iniskinense</i>																
27.	<i>Soaniceras angustatum</i>																
28.	<i>Pseudocadoceras parvulum</i>																
29.	<i>Pseudocadoceras laminatum</i>							cf	cf								
30.	<i>Pseudocadoceras cuneatum</i>																
31.	<i>Pseudocadoceras suraense</i>																
32.	<i>Pseudocadoceras nanseni</i>																
33.	<i>Pseudocadoceras crassicoatum</i>																
34.	<i>Pseudocadoceras chinitense</i>																
35.	<i>Pseudocadoceras petelini</i>																
36.	<i>Percacosticeras callomoni</i>																
37.	<i>Pseudocadoceras diffusum</i>																
38.	<i>Pseudolongaeviceras tribulatum</i>																
39.	<i>Pseudolongaeviceras macellum</i>																
40.	<i>Percacosticeras ex gr. novosemelicum</i> (Bodyl.)																

**Таблица 3г.** Географическое распространение видов кардиоцератид в позднем келловее в регионах и палеобиохоремах Панбореальной надобласти.

№	виды кардиоцератид	Географическое распространение																
		С-3 Европа	С. Кавказ, Туранская плита	Печорская плита	Русская плита	Западная Сибирь	Бореально-Атлантическая обл.	Восточная Гренландия	Шпицберген	Гренландская провинция	Земля Франца-Иосифа	Новая Земля	Северная Сибирь	Северо-Сибирская провинция	Северо-Тихоокеанская пров.	Южная Аляска	Бр. Колумбия, Скалистые горы	Бореально - Тихоокеанская пр.
1.	<i>Cadoceras (Protolongaeviceras) fourmieri</i>																	
2.	<i>Cadoceras (Eichwaldiceras) carinatum</i>																	
3.	<i>Cadoceras (Eichwaldiceras) intermedium</i>																	
4.	<i>Dolganites adzvensis</i>																	
5.	<i>Longaeviceras bodylevskii</i>																	
6.	<i>Longaeviceras lahuseni</i>																	
7.	<i>Longaeviceras nikitini</i>																	
8.	<i>Longaeviceras placenta</i>					cf												
9.	<i>Longaeviceras longaevum</i>																	
10.	<i>Longaeviceras principale</i>																	
11.	<i>Longaeviceras cumpressum</i>																	
12.	<i>Funiferites allae</i>																	
13.	<i>Funiferites patruus</i>																	
14.	<i>Funiferites funiferus</i>																	
15.	<i>Eboraciceras dissimile</i>																	
16.	<i>Eboraciceras williamsoni</i>																	
17.	<i>Eboraciceras longilobatum</i>																	
18.	<i>Eboraciceras rybinskianum</i>																	
19.	<i>Eboraciceras grande</i>																	
20.	<i>Eboraciceras pingue</i>																	
21.	<i>Eboraciceras mologae</i>																	
22.	<i>Lamberticeras messiaeni</i>																	
23.	<i>Lamberticeras henrici</i>																	
24.	<i>Lamberticeras praelamberti</i>					cf												
25.	<i>Lamberticeras gregarium</i>																	
26.	<i>Lamberticeras lamberti</i>																	
27.	<i>Lamberticeras pseudolamberti</i>																	
28.	<i>Lamberticeras lambertiforme</i>																	
29.	<i>Lamberticeras collieri</i>																	
30.	<i>Pavloviceras pavlowi</i>																	
31.	<i>Pavloviceras omphaloides</i>																	
32.	<i>Platylongoceras holtedahli</i>																	
33.	<i>Platylongoceras pechoricum</i>																	
34.	<i>Pseudolongaeviceras raricostatum</i>																	
35.	<i>Percacosticeras polonicum</i>																	
36.	<i>Percacosticeras staffinense</i>																	
37.	<i>Percacosticeras novosemelicum</i>																	
38.	<i>Quenstedtoceras flexicostatum</i>																	
39.	<i>Quenstedtoceras intermissum</i>					cf												
40.	<i>Quenstedtoceras gregariaeformis</i>																	
41.	<i>Quenstedtoceras luppovi</i>																	
42.	<i>Quenstedtoceras paucicostatum</i>																	
43.	<i>Quenstedtoceras macer</i>																	
44.	<i>Quenstedtoceras leachi</i>																	
45.	<i>Quenstedtoceras adzvamovense</i>					cf											cf	cf

**Табл. 4а.** Структура разнообразия кардиоцератид в палеобиохоремах Панбореальной надобласти в бате и келлоеве.

		Западно-Европейская провинция	Восточно-Европейская провинция	Западно-Сибирская провинция	Бореально-Атлантическая обл.	Гренландская провинция	Северо-Сибирская провинция	Северо-Тихоокеанская пров.	Бореально -Тихоокеанская пров.	Арктическая область
БАТ	<b>всего видов</b>		2		2	15	13	9		22
	всего видов, %		9,1		9,09	68,2	59,1	40,9		100
	эндемиков		1		1	4	2	1		20
	α-эндемизм, %		11,1		50	26,7	15,4	11,1		91
	β-эндемизм, %		14,3		4,7	57,1	28,6	14,3		95,3
Н. КЕЛЛОВЕЙ	<b>всего видов</b>	17	37		44	13	16	2	10	36
	всего видов, %	27	58		69	20	25	3,1	16	56
	эндемиков	4	21		28	1	7	1	6	25
	α-эндемизм, %	24	57		64	7,7	44	50	60	69
	β-эндемизм, %	12	51		53	2,4	17	2,4	15	47
С. КЕЛЛОВЕЙ	<b>всего видов</b>	2	18		18	7	17	3	11	26
	всего видов, %	5	45		45	18	43	7,5	28	65
	эндемиков		8		11		9	1	7	16
	α-эндемизм, %		44		61		53	33	64	62
	β-эндемизм, %		32		41		36	4	28	59
В. КЕЛЛОВЕЙ	<b>всего видов</b>	27	38	11	43	7	6		2	12
	всего видов, %	60	84	24	96	16	13		4,4	26,7
	эндемиков	5	11		33		1		1	2
	α-эндемизм, %	19	29		77		17		50	16,7
	β-эндемизм, %	29	65		94		5,9		5,9	5,71
БАТ-КЕЛЛОВЕЙ	<b>всего видов</b>	46	95	11	107	42	52	14	22	96
	всего видов, %	27	56	6,5	63	25	31	8,2	13	56
	эндемиков	14	41		73	5	19	3	14	63
	α-эндемизм, %	30	43		68	12	37	21	64	66
	β-эндемизм, %	15	43		54	5,2	20	3,1	15	46

**Табл. 46.** Структура разнообразия кардиоцератид в регионах Панбореальной надобласти в бате и келлоеве.

		С-3 Европа	С. Кавказ, Туранская плита	Русская плита	Печорская плита	Западная Сибирь	Восточная Гренландия	Шпицберген	Земля Франца-Иосифа	Новая Земля	Северная Сибирь	С. Аляска, Арк. Канада	Южная Аляска	Британская Колумбия	Скалистые горы
БАТ	<b>всего видов</b>		2	8	4		13	3	7	2	13	9			
	всего видов, %		9,1	36,4	18,2		59,1	13,6	31,8	9,09	59,1	40,9			
	эндемиков			1			3				2	1			
	α-эндемизм, %			12,5			23,1				15,4	11,1			
	β-эндемизм, %			14,3			42,8				28,6	14,3			
Н. КЕЛЛОВЕЙ	<b>всего видов</b>	17	4	37	7		12	2	7	1	15	2	12	5	
	всего видов, %	27	6,3	58	11		19	3,1	11	1,6	23	3,1	19	7,8	
	эндемиков	4		17					1		3	1	4		
	α-эндемизм, %	24		46					14		20	50	33		
	β-эндемизм, %	14		59					3,4		10	2,4	14		
С. КЕЛЛОВЕЙ	<b>всего видов</b>	2	1	18	8		3	4	6	1	16	3	12	4	
	всего видов, %	5	2,5	45	20		7,5	10	15	2,5	40	7,5	30	10	
	эндемиков			6							8	1	2		
	α-эндемизм, %			33							50	33	16,7		
	β-эндемизм, %			38							50	4	12,5		
В. КЕЛЛОВЕЙ	<b>всего видов</b>	27	9	31	13	11	5	5	3	6	6	1		1	1
	всего видов, %	60	20	69	29	24	11	11	6,7	13	13	2,2		2,2	1,9
	эндемиков	5		4	2						1	1			1
	α-эндемизм, %	19		13	15						33	100			100
	β-эндемизм, %	38		31	15						7,7	5,9			5,9
БАТ-КЕЛЛОВЕЙ	<b>всего видов</b>	46	16	93	32	11	33	14	23	10	50	16	24	10	1
	всего видов, %	27	9,4	55	19	6,5	19	8,2	14	5,9	29	9,4	14	5,9	0,6
	эндемиков	14		28	2		3		1		14	4	6		1
	α-эндемизм, %	30		30	6,3		9,1		4,3		28	25	25		100
	β-эндемизм, %	19		38	2,7		4,1		1,4		19	5,5	8,2		1,4

## Список литературы

1. Алексеев С.Н., Ретин Ю.С. (1989) Проблемы зонального расчленения нижнего келловоя Русской платформы // Методические аспекты стратиграфических исследований в нефтегазоносных бассейнах (Сборник научных трудов). Л.: ВНИГРИ. С. 122-134.
2. Алифиров А.С. (2009) Новый вид аммонитов *Costacadoceras postpisciculus* из келловоя Анабарского района (север Сибири) // Новости палеонтологии и стратиграфии: Приложение к журналу "Геология и геофизика". Т. 50, вып. 12. С. 81–87.
3. Алифиров А.С., Бейзель А.Л. (2017) О возможности выделения аналогов английских формаций Cornbrash и Kellaways (средняя юра, келловей) в Сибири // Интегративная палеонтология: перспективы развития для геологических целей: Материалы LXIII сессии Палеонтологического общества при РАН (г. Санкт-Петербург, 3-7 апреля 2017 г.). С. 15-17
4. Алифиров А.С., Меледина С.В. (2010) Келловейские аммониты Западной Сибири: хронология и хорология // Новости палеонтологии и стратиграфии: Приложение к журналу "Геология и геофизика". Т. 51. № 14. С. 61-84.
5. Алифиров А.С., Меледина С.В. (2013) Западно-Сибирский морской бассейн в системе биохорий в келловее – поздней юре // Юрская система России: проблемы стратиграфии и палеогеографии. Пятое Всероссийское совещание 23-27 сентября 2013 г., Тюмень. Научные материалы (В.А. Захаров (отв. ред.), М.А. Рогов, Б.Н.Шурыгин (редколлегия)). Екатеринбург: ООО "Издательский дом "ИздатНаукаСервис", С. 26-27.
6. Алифиров А.С., Князев В.Г., Меледина С.В., Никитенко Б.Л. (2017) Опорный разрез среднего келловоя севера Сибири // Интерэкспо ГЕО-Сибирь-2017. XIII Междунар. науч. конгр. (г. Новосибирск, 17-21 апреля 2017): Междунар. науч. конф. "Недропользование. Горное дело. Направления и технологии поиска, разведки и разработки месторождений полезных ископаемых. Экономика. Геоэкология": Сборник материалов в 4 т. Т. 1. С. 75-79.
7. Алифиров А.С., Князев В.Г., Меледина С.В. (2018) Онтогенез формы раковины и скульптуры позднебатских и келловейских аммонитов семейства *Cardioceratidae* Севера Сибири // Интерэкспо ГЕО-Сибирь: XIV Международный научный конгресс (г. Новосибирск, 23-27 апреля 2018 г.): Междунар. науч. конф. "Недропользование. Горное дело. Направления и технологии поиска, разведки и разработки месторождений полезных ископаемых. Экономика. Геоэкология": Сборник материалов в 6 т. Т. 2. С. 128-135.
8. Алифиров А.С., Князев В.Г. (2020) Аммониты семейства *Cardioceratidae* из зоны Keyserlingi (верхний келловей) на Севере Сибири // Стратиграфия. Геологическая корреляция. В печати.



9. *Аманниязов К.Н.* (1962) Стратиграфия и аммониты верхнеюрских отложений Туаркыра. Ашхабад: Изд. АН Туркм. ССР., 1962. 110 с.
10. *Атлас моллюсков и фораминифер морских отложений верхней юры и неокома Западно-Сибирской нефтегазоносной области. Том I. Стратиграфический очерк. Моллюски.* М.: Недра, 1990. 286 с.
11. *Басов В.А., Захаров В.А., Месежников М.С., Юдовный Е.Г.* (1963) Новые данные по стратиграфии юрских отложений Восточного Таймыра // Учёные записки НИИГА. Региональная геология. Вып. 1. С.157-164.
12. *Басов В. А., Великжанина Л. С., Джиноридзе Н. М., Меледина С. В., Нальняева Т. И.* (1967) Новые данные по стратиграфии юры Лено-Анабарского района // Проблемы палеонтологического обоснования детальной стратиграфии мезозоя Сибири и Дальнего Востока. «Наука» Ленинград. С. 74-94.
13. *Барсков И.С.* (1989) Морфогенез и экогенез палеозойских цефалопод. М. 161 с.
14. *Белоусов В.В., Трошихин Б.М.* (1937) Краткий геологический очерк района рек Пшехи и Белой в Северо-Западном Кавказе // Зап. Всеросс. мин. об-ва., II серия, часть 66, вып. 4. С.796-827.
15. *Биджиев Р.А.* (1965) О зональном расчленении юрских отложений севера Приверхоянского краевого прогиба // Геология и геофизика. № 4. С. 49-57
16. *Бодылевский В.И.* (1925) Развитие *Cadoceras elatmae* (Nik.) Ежег. Русск. Палеонт. Общ. Т. V. Ч.1. С. 61-94.
17. *Бодылевский В.И.* (1960) Келловейские аммониты Северной Сибири // Зап. Ленингр. Горн. ин-та. Т. 37. С. 49-82.
18. *Бодылевский В.И.* (1963) Юрская система // Геология СССР, Т. II: Архангельская, Вологодская области и Коми АССР. М.: ГНТИ. С. 631-665.
19. *Бодылевский В.И., Крымгольц Г. Я., Соколова Е. И.* (1949) Верхнеюрские отложения в СССР. В кн.: Атлас руководящих форм ископаемых фаун СССР. Том IX. Верхний отдел юрской системы. Гос. Изд. Геол. Лит. С. 5-74.
20. *Богословский Б.И., Либрович Л.С., Руженцев В.Е.* Надотряд Ammonoidea. Аммоноидеи. Систематическая часть. / Моллюски – головоногие. I. Основы палеонтологии. М.: Изд-во АН СССР, 1962. С. 334-399.
21. *Воронец Н.С.* (1962) Стратиграфия и головоногие моллюски юрских и нижнемеловых отложений Лено-Анабарского района.- Л. : Госгеолтехиздат. 236 с.
22. *Воронец Н.С., Ершова Е.С.* (1963) Аммониты и некоторые двустворчатые моллюски верхней юры и нижнего валанжина Лено-Оленекского района. Ленинград: НИИГА. [155 с.]

23. Герасимов П. А. (1971) Юрская система. // Геология СССР, Т. IV: Центр Европейской Части СССР. М.: Недра. С. 373-416.
24. Герасимов П.А., Мигачева Е.Е., Найдин Д.П., Стерлин Б.П. (1962) Юрские и меловые отложения Русской платформы // Очерки региональной геологии СССР. Вып. 5. М.: Изд-во МГУ. 195 с.
25. Герасимов П.А., Митта В.В., Кочанова М.Д. Тесакова Е.М. (1996) Ископаемые келловейского яруса Центральной России. М. 126 с.
26. Гриненко В.С., Князев В.Г., Девятков В.П., Шурыгин Б.Н., Никитенко Б.Л. (2009) Палеогеография Восточно-Сибирского осадочного бассейна в конце позднего триаса и юре // Юрская система России: проблемы стратиграфии и палеогеографии. Третье Всероссийское совещание: научные материалы /В.А. Захаров (отв. ред.).— Саратов: Издательский центр «Наука». С. 46-48.
27. Гуляев Д.Б. (1999) Макроцефалитины и говерицератины (Ammonoidea) зоны elatmae и стратиграфия нижнего келловей центральных районов Русской платформы // Проблемы стратиграфии и палеонтологии мезозоя. Научные чтения, посвященные М.С. Месежникову. СПб: ВНИГРИ. С. 63-85.
28. Гуляев Д.Б. (2001) Инфразональная аммонитовая шкала верхнего бата-нижнего келловей Центральной России // Стратигр. Геол. корр. Т.9. № 1. С. 68-96.
29. Гуляев Д.Б. (2002) Аммонитовые инфразональные стратоны в стратиграфии юры (определение и номенклатура) // Мат.молодежн.конф. «2-е Яншинские чтения». Современные вопросы геологии. Сборник научных трудов. М.: Научный мир, С. 271-274.
30. Гуляев Д.Б. (2005) Инфразональное расчленение верхнего бата и нижнего келловей Восточно-Европейской платформы по аммонитам // Юрская система России: проблемы стратиграфии и палеогеографии: Первое Всероссийское совещание: научные материалы. М.: ГИН РАН. С. 64-70.
31. Гуляев Д.Б. (2007) Новые данные по биостратиграфии отложений верхнего бата и нижнего келловей опорного разреза Чуркинская Щелья (р. Пижма, бассейн Печоры) // Юрская система России: проблемы стратиграфии и палеогеографии. Второе Всероссийское совещание: научные материалы. Ярославль: Изд-во ЯГПУ. С. 49-58.
32. Гуляев Д.Б. (2011) Эволюция аммонитов рода *Paraceraseras* и инфразональная корреляция пограничных отложений бата и келловей бореальных районов // Шурыгин Б.Н., Лебедева Н.К., Горячева А.А. (ред.) Палеонтология, стратиграфия и палеогеография мезозоя и кайнозоя бореальных районов: Материалы науч. сессии (18–22 апр. 2011 г.): в 2 т. Т. I. Мезозой. Новосибирск: ИНГГ СО РАН. С.74-78.

33. Гуляев Д.Б. (2012) К ревизии аммонитов рода *Paracadoceras* (Cardioceratidae) из верхнего бата и нижнего келловоя Восточной Гренландии // Современные проблемы изучения головоногих моллюсков. Морфология, систематика, эволюция, экология и биостратиграфия. Вып. 3. М.: ПИН РАН. С. 69-72.
34. Гуляев Д.Б. (2013) Новые данные по стратиграфии келловоя классического разреза у пос. Алпатьево (р. Ока, Московская область) // Юрская система России: проблемы стратиграфии и палеогеографии. Пятое Всероссийское совещание. 23-27 сентября 2013 г., Тюмень. Научные материалы. Екатеринбург: ООО “Издательский дом “ИздатНаукаСервис”. С. 53-57.
35. Гуляев Д.Б. (2014) Особенности эволюции аммонитов бореального семейства *Cardioceratidae* в средней юре Северного полушария // Диверсификация и этапность эволюции органического мира в свете палеонтологической летописи. Материалы LX сессии Палеонтологического общества при РАН (7-11 апреля 2014 г., Санкт-Петербург). СПб.: ВСЕГЕИ. С. 58-59.
36. Гуляев Д.Б. (2013) О зональной аммонитовой шкале верхов байоса, бата и низов келловоя Восточно-Европейской платформы // Юрская система России: проблемы стратиграфии и палеогеографии. V Всероссийское совещание: научные материалы / В.А.Захаров (отв. ред.), М.А.Рогов, Б.Н.Шурыгин (редколлегия). Екатеринбург: ООО “Издательский дом “ИздатНаукаСервис”. С. 58-64.
37. Гуляев Д.Б. (2015а) О келловее верхнего течения р. Унжи (Костромская область, Кологривский район) // В.А.Захаров (отв. ред.), М.А.Рогов, А.П. Ипполитов (редколлегия). Махачкала: АЛЕФ. С. 84–93.
38. Гуляев Д.Б. (2015б) Стратиграфия пограничных отложений бата и келловоя Европейской России // Юрская система России: проблемы стратиграфии и палеогеографии. VI Всероссийское совещание: научные материалы / В.А.Захаров (отв. ред.), М.А.Рогов, А.П. Ипполитов (редколлегия). Махачкала: АЛЕФ. С. 94–100.
39. Гуляев Д.Б. (2015в) Неозндемичная раннекелловейская Восточно-Европейская филолиния аммонитов подсемейства *Macrocephalitinae* (*Sphaeroceratidae*) и ревизия ее представителя *Macrocephalites multicostatus* (Paryshev) // Современные проблемы изучения головоногих моллюсков. Морфология, систематика, эволюция, экология и биостратиграфия. Материалы совещания (Москва, 2-4 апреля 2015 г.) Российская академия наук, Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН; под ред. Т.Б. Леоновой, И.С. Барскова, В.В. Митта. М.: ПИН РАН. С. 36-39.

40. Гуляев Д.Б. (2019) Аммониты и инфразональная стратиграфия зоны Vesnosovi нижнего бата Русской плиты // Стратиграфия. Геологическая корреляция. Т. 27. №1. С. 103-125.
41. 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.
42. 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.
43. Гуляев Д.Б., Рогов М.А. (2009) Макроцефалиды (*Sphaeroceratidae*, *Ammonoidea*) в раннем келловее Восточно-Европейского суббореального морского бассейна // Современные проблемы изучения головоногих моллюсков. Морфология, систематика, эволюция, экология и биостратиграфия. М.: ПИН РАН. С. 72-74.
44. Гуляев Д.Б., Рогов М.А. (2015) Бореальные аммониты нижнего келловоя Крыма // Современные проблемы изучения головоногих моллюсков. Морфология, систематика, эволюция, экология и биостратиграфия. Материалы совещания (Москва, 2-4 апреля 2015 г.) Российская академия наук, Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН; под ред. Т.Б. Леоновой, И.С. Барскова, В.В. Митта. М.: ПИН РАН. С.97-99.
45. Гуляев Д.Б., Ипполитов А.П. (2013) Детальная биостратиграфия нижнего келловоя района Каневских дислокаций (Черкасская обл., Украина) // Юрская система России: проблемы стратиграфии и палеогеографии. Пятое Всероссийское совещание. Научн. мат-лы. Екатеринбург: "ИздатНаукаСервис". С. 65–72.
46. Гуляев Д.Б., Ипполитов А.П. (2016) Пограничные отложения бата и келловоя в опорных разрезах севера Европейской России (Республика Коми) // Золотой век российской малакологии. Сборник трудов Всероссийской научной конференции, посвященной 100-летию со дня рождения профессора Виктора Николаевича Шиманского / Редколлегия: И.С. Барсков, А.В. Иванов, Т.Б. Леонова, С.В. Николаева, И.А. Яшков. Москва-Саратов: ПИН РАН им. А.А. Борисяка – СГТУ им. Ю.А. Гагарина – ООО «Кузница рекламы». С.235-248.
47. Друщиц В.В., Догужаева Л.А., Ломинадзе Т.А. (1976) Строение протоконха и фрагмокона у трех келловейских родов аммонитов (*Pseudocadoceras*, *Cadoceras*, *Kosmoceras*) // Сообщ. АН ГрузССР. Т.81. № 2. С.497-500.
48. Друщиц В.В., Догужаева Л.А., Ломинадзе Т.А. (1977) Особенности внутреннего строения раковины среднекелловейских аммонитов // Палеонтол журн. №3. С. 16-29.
49. Друщиц В.В., Догужаева Л.А. (1981) Аммониты под электронным микроскопом (внутреннее строение раковины и систематика мезозойских филлоцератид, литоцератид и 6 семейств раннемеловых аммонитид). М.: Изд. Моск. Ун-та. 237 с.

50. *Дибнер В. Д.* (1961) Стратиграфия юрских отложений Земли Франца-Иосифа // Юрская система // Тр.Всесоюз. совещ. по уточнению унифицир. схемы стратигр. мезозойских отлож. Русской платф. Т.2. Тр. ВНИГНИ. Л.: ГОСТОПТЕХИЗДАТ. Вып. 29. С. 167-171.
51. *Дибнер В. Д., Шульгина Н. И.* (1960) Результаты стратиграфических исследований морских среднеюрских и верхнеюрских отложений Земли Франца-Иосифа в 1953-1957 гг. // Труды НИИГА. Т. 114. С.65-76.
52. *Дибнер В. Д., Шульгина Н. И.* (1972) Земля Франца-Иосифа // Юрская система // Стратиграфия СССР. М.: Недра. С. 129-131.
53. *Джиноридзе Н.М., Меледина С.В.* (1965) К стратиграфии средне- и верхнеюрских отложений низовьев р.Лены // Геология и геофизика. № 3. С. 137-142.
54. *Ершова Е.С.* (1983) Объяснительная записка к биостратиграфической схеме юрских и нижнемеловых отложений архипелага Шпицберген. Л.: ПГО Севморгеология. 88 с.
55. *Ершова Е.С., Корчинская М.В.* (1980) Атлас мезозойской фауны Свальбарда (текстовое приложение к отчету "Биостратиграфия мезозойских отложений Свальбарда"). Книга 2. Л. Таблицы 28-76.
56. *Ефремова В.И., Меледина С.В., Нальняева Т.И.* (1983) Юрские головоногие с острова Чамп (Земля Франца-Иосифа) // Мезозой Советской Арктики. Тр. ин-та геологии и геофизики. Вып. 555. С. 125-137.
57. *Ефимова А.Ф., Кинасов В.П., Паракецов К.В., Полуботко И.В., Репин Ю.С., Дагис А.С.* (1968) Полевой атлас юрской фауны и флоры Северо-Востока СССР. Магаданское книжное издание, Магадан. 382 с.
58. *Захаров В.А., Богомоллов Ю.И., Ильина В.И., Константинов А.Г., Курушин Н.И., Лебедева Н.К., Меледина С.В., Никитенко Б.Л., Соболев Е.С., Шурыгин Б.Н.* (1997) Бореальный зональный стандарт и биостратиграфия мезозоя Сибири // Геология и геофизика. Т. 38. № 5. С. 927-956.
59. *Захаров В.А., Шурыгин Б.Н., Меледина С.В., Рогов М.А., Киселев Д.Н., Никитенко Б.Л., Дзюба О.С., Ильина В.И.* (2005) Бореальный зональный стандарт юры: обсуждение новой версии // Юрская система России: проблемы стратиграфии и палеогеографии. Материалы Первого Всероссийского совещания. М., ГИН РАН. С. 89—96.
60. *Захаров В.А., Меледина С.В., Шурыгин Б.Н.* (2003) Палеобиохории юрских бореальных бассейнов // Геология и геофизика. Т. 44, № 7. С. 664-675.
61. *Захаров В.А., Рогов М.А., Киселев Д.Н.* (2007) Корреляционный потенциал зональной и инфразональной стратиграфии (на примере юрской системы) // Палеонтология, палеобиогеография и палеоэкология. Материалы III сессии

Палеонтологического общества при РАН, 2-6 апреля 2007. Санкт-Петербург: ВСЕГЕИ. С. 55-57.

62. *Захаров В.А., Рогов М.А.* (2008) Юрская система // Состояние изученности стратиграфии докембрия и фанерозоя России. Задачи дальнейших исследований. Постановления Межведомственного стратиграфического комитета и его постоянных комиссий. Вып. 38. СПб.: Изд-во ВСЕГЕИ, С. 86-92.

63. *Захаров В.А., Ипполитов А.П., Зверьков Н.Г., Безносов П.А., Киселев Д.Н.* (2020) Ретроцерамы и униониды из байоса и нижнего бата (средняя юра) севера Европейской России (басс. р. Ижмы, Тимано-Печорская плита) // Стратиграфия. Геологическая корреляция. т. 28. № 4. С. 73-95.

64. *Зонов Н.Т.* (1937) Стратиграфия юрских и низов неокомских отложений центральных областей Восточноевропейской платформы // Гиммельфарб Б.М., Казаков А.В., Курман И.М. (ред.) Геологические исследования агрономических руд СССР. Труды Научного института по удобрениям им. Я. В. Самойлова. Вып. 142. С. 34-45.

65. *Иванов А.Н.* (1945а) К вопросу о так называемой “профетической фазе” в эволюции *Kosmosceratidae* // Бюлл. Моск. о-ва испыт. природы. Отд. геологии. Т. XX. С. 11–32.

66. *Иванов А.Н.* (1945б) Изменчивость скорости онтогенеза у аммонитов и общее значение этого явления // Палеонтол. обозрение. Изд. АН СССР. № 5. С. 3–7.

67. *Иванов А.Н.* (1960) О неотеническом происхождении келловейских аммонитов рода *Pseudocadoceras* // Сб. тр. по гело. и палеонтол Коми филиала АН СССР. Сыктывкар. С. 378-392.

68. *Иванов А.Н.* (1969) Значение неотении и других видов задержек развития в эволюции мезозойских аммонитов // Пути и закономерности исторического развития животных и растительных организмов. Тез. докл. М: ПИН. С. 31–33.

69. *Иванов А.Н.* (1971) Вопросы периодизации онтогенеза у аммонитов // Ученые записки ЯПИ. Геология и палеонтология. Ярославль. Вып. 87. С. 76-119.

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

71. *Иванов А.Н.* (1976) О колебаниях скорости онтогенеза у аммонитов в связи с систематикой и филогенетикой // Пятидесятилетие советской палеонтологии и вопросы систематики древних организмов. Тр. XIII и XIV сессий ВПО. Л: Наука. С. 25–36.

72. *Иловайский Д. И., Флоренский К. П.* (1941) Верхнеюрские аммониты бассейнов рек Урала и Илека. М.: Изд. МОИП. 195 с.

73. *Ипполитов А. П.* (2019) Новые находки белемнитов в среднеюрских отложениях юго-запада республики Татарстан и возраст докелловейской части разреза // ПАЛЕОСТРАТ-2019. Годичное собрание (научная конференция) секции палеонтологии МОИП и Московского отделения Палеонтологического общества при РАН, Москва, 28—30 января 2019 г. Программа и тезисы докладов. Ред. Алексеев А.С., Назарова В.М. М.: ПИН РАН. С. 31—32.
74. *Ипполитов А.П., Гуляев Д.Б.* (2017) Новые данные о белемнитах нижнего бата Русской плиты // Юрская система России: проблемы стратиграфии и палеогеографии. Седьмое Всероссийское совещание: научные материалы. М.: ГИН РАН. С. 78-81.
75. *Ипполитов А.П., Гуляев Д.Б.* (2019) О возрасте докелловейской толщи на юго-западе республики Татарстан (разрез Тархановская пристань–Долиновка) и “слоях с *Garantiana*” унифицированной схемы // Стратиграфия. Геологическая корреляция. Т. 27. № 6. С. 29-40.
76. *Ипполитов А.П.* (2020) Уточнение стратиграфического положения типовых экземпляров аммонитов и белемнитов, описанных из батских отложений на р. Ижма // ПАЛЕОСТРАТ-2020. Годичное собрание (научная конференция) секции палеонтологии МОИП и Московского отделения Палеонтологического общества при РАН. Москва, 27–29 января 2020 г. Программа и тезисы докладов. Алексеев А.С. и Назарова В.М. (ред.). М.: Палеонтологический ин-т им. А.А. Борисяка РАН. 64 с.
77. *Камышева-Елпатьевская В.Г., Николаева В.П., Троицкая Е.А.* (1959) Стратиграфия юрских отложений Саратовского правобережья по аммонитам // Стратиграфия и фауна юрских и меловых отложений Саратовского Поволжья. Тр. ВНИГРИ. Вып. 137. С. 1-227.
78. *Камышева-Елпатьевская В.Г. (ред.)* (1969) Атлас мезозойской фауны и спорово-пыльцевых комплексов Нижнего Поволжья и сопредельных областей. Вып. II. Головоногие моллюски. Саратов: Изд-во СГУ. 274 с
79. *Каплан М.Е., Князев В.Г., Меледина С.В., Месежников М.С.* (1974) Юрские отложения мыса Цветкова и р. Чернохребетной (Восточный Таймыр) // Биостратиграфия бореального мезозоя // Тр. ИиГГ СО АН СССР. Вып. 136. С. 66-83.
80. *Карицкий А. Д.* (1884) Геологические исследования, произведенные в 1882-1883 гг. в Каневском уезде Киевской губернии. Предварительное сообщение // Изв. Геол. ком. Т. 1, вып. 4. С. 139-155.
81. *Карицкий А. Д.* (1890) Следы юрского периода по правому берегу р. Днепра в Каневском уезде Киевской губернии // Мат. для геол. России. Т. 14, в. 2. С. 97-197.
82. *Киселев Д.Н.* (1996а) Онтогенез и систематическое положение келловейских аммонитов рода *Pseudocadoceras* Buckman // Бюлл. МОИП. Т. 71. Вып. 3. С. 82-97.

83. Киселев Д.Н. (1996б) Морфогенез и систематика рода *Pseudocadoceras* (Ammonoidea) // Палеонт. журн., N 3, С. 15-27.
84. Киселев Д.Н. (1997) Новый вид аммонитов рода *Cadoceras* из келловя бассейна р.Унжи // Палеонт. журн. N 6. С. 19-22.
85. Киселев Д.Н. (1998) Относительные палеотемпературные изменения в Среднерусском море келловей-оксфордского времени // Экосистемные перестройки и эволюция биосферы. М.: Изд. ПИН РАН. Вып. 3. С. 96-105.
86. Киселев Д.Н. (1999) Зональные и подзональные аммонитовые комплексы среднего келловя центральной России // Проблемы стратиграфии и палеонтологии мезозоя. Научные чтения, посвященные М.С. Месежникову. СПб, 1999. С. 87-115.
87. Киселев Д.Н. (2001а) Зоны, подзоны и биогоризонты среднего келловя Центральной России // Спец. вып. трудов ЕГФ ЯГПУ. № 1. 38 с.
88. Киселев Д.Н. (2001б) О возможности прямой корреляции келловейских отложений бореальной и суббореальной провинций по общим видам кардиоцератид // Проблемы стратиграфии и палеогеографии бореального мезозоя: Материалы науч. сес. 23-25 апр. 2001 г. Новосибирск: Изд. СО РАН, филиал «Гео». С. 11-13.
89. Киселев Д.Н. (2001в) Значение однолинейной и «кустистой» моделей филогенеза аммонитов семейства *Cardioceratidae* для детальной корреляции келловя бореальной и суббореальной провинций // Проблемы стратиграфии и палеогеографии бореального мезозоя: Материалы науч. сес. 23-25 апр. 2001 г. Новосибирск: Изд. СО РАН, филиал «Гео». С. 66-68.
90. 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.
91. Киселев Д.Н. (2005) Параллельные биогоризонты келловя Европейской России по кардиоцератидам и их роль в корреляции келловейских шкал Бореальной и Суббореальной провинций // Юрская система России: проблемы стратиграфии и палеогеографии. Москва: ГИН РАН. С. 119-127.
92. Киселев Д.Н. (2006а) Биостратиграфическое расчленение келловейских отложений в разрезах на р. Сысоле у с Вотча // Новости стратиграфии и палеонтологии, вып. 6-7. Приложение к журн. «Геология и геофизика», т. 46. С. 160-186.
93. Киселев Д.Н. (2006б) Количественное описание формы поперечного сечения раковины аммонитов на основе морфофункционального подхода // Современные проблемы изучения головоногих моллюсков. Морфология, систематика, эволюция, биостратиграфия. Москва. С. 92-95.



94. *Киселев Д.Н.* (2009а) Параллельная эволюция арктических и среднерусских *Paracadoceras Cadoceratinae, Ammonoidea* // материалы конференции «Современные проблемы изучения головоногих моллюсков», ПИН РАН. Вып. 2. С. 41-49.
95. *Киселев Д.Н.* (2009б) Оценка сложности лопастной линии и функциональные аспекты формы перегородки раковин аммонитов//материалы конференции «Современные проблемы изучения головоногих моллюсков», ПИН РАН. Вып. 2. С. 131-136.
96. *Киселев Д.Н.* (2009в) К вопросу о возможности установления зоны *Cadoceras elatmae* в келловее Северной Сибири // в: Захаров В.А. (отв. ред.) Юрская система России: проблемы стратиграфии и палеогеографии: Третье Всероссийское совещание: научные материалы. Саратов: Издательский центр «Наука». Вып. 2. С. 91-94.
97. *Киселев Д.Н.* (2011) К вопросу о параллельном развитии раннекелловейских кадоцератин в суббореальных и бореальных регионах // в: Захаров В.А. (отв. ред.) Юрская система России: проблемы стратиграфии и палеогеографии. Четвертое Всероссийское совещание. Научные материалы. С-Пб. С. 95-98.
98. *Киселев Д.Н.* (2013) Новые данные о биостратиграфии келловоя в опорном разрезе у д. Черменино (р. Унжа, Кологривский район) // Юрская система России: проблемы стратиграфии и палеогеографии. Пятое Всероссийское совещание. 23-27 сентября 2013 г., Тюмень. Научные материалы. Екатеринбург: ООО «Издательский дом «ИздатНаукаСервис». С. 102-108.
99. *Киселев Д.Н.* (2015) Таксономическое значение признаков конечного роста в морфогенезе аммонитов подсемейства *Dorsoplanitinae* Arkell, 1950 и вопросы систематики // Современные проблемы изучения головоногих моллюсков. Морфология, систематика, эволюция, экология, биостратиграфия. Материалы научной конф. Москва, ПИН РАН. С. 57-58.
100. *Киселев Д.Н.* (2017) Аммониты и стратиграфия терминальной части средневожского подъяруса верхней юры (зона *Epivirgatites nikitini* и её аналоги) Панбореальной надобласти. Статья 1. Позднимй морфогенез и систематика *Dorsoplanitinae* // Стратиграфия. Геологическая корреляция, Т.25, № 2. С. 72–114.
101. *Киселев Д.Н.* (2018) Вариабельность и таксономическое значение длины жилой камеры у юрских аммонитов // Современные проблемы изучения головоногих моллюсков. Морфология, систематика, эволюция, экология и биостратиграфия. Вып. 5. Материалы совещания (Москва, 29 – 31 октября 2018 г.) Российская академия наук, Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН; под ред. Т.Б. Леоновой, И.С. Барскова, В.В. Митта. М.: ПИН РАН. С. 104-108.

102. Киселев Д.Н. (2020а) Род *Arcticoceras* Spath, 1924 (Ammonoidea) и инфразональная биостратиграфия нижнего бата бореальной области // Палеонтологический журнал № 1. С. 1–13
103. 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.
104. Киселев Д.Н. (2020в) Новая версия Бореального (Арктического) стандарта бата и келловей по аммонитам и принципы его построения // Юрская система России: проблемы стратиграфии и палеогеографии. Материалы VIII Всероссийского совещания с международным участием. Онлайн-конференция, 7–10 сентября 2020 г. / В.А. Захаров (отв. ред.), М.А. Рогов, Е.В. Щепетова, А.П. Ипполитов (ред.). Сыктывкар: ИГ Коми НЦ УрО РАН. С. 94-101.
105. Киселев Д. Н., Гуляев Д. Б., Рогов М. А. (2003) Систематическое положение *Funiferites* – нового рода келловейских кардиоцератид (Ammonoidea) // Материалы науч. сес. 2003 г. Москва: Изд. ГИН РАН. С. 78-83.
106. 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.
107. Киселев Д. Н., Баранов В. Н., Муравин Е. С., Сенников А. Г., Новиков И. В. (2003) Атлас геологических памятников природы Ярославской области. Ярославль. 120 с.
108. Киселев Д.Н., Ипполитов А.П. (2011) Новые данные о биостратиграфии келловей каневских дислокаций // в: Захаров В.А. (отв. ред.) Юрская система России: проблемы стратиграфии и палеогеографии. Четвертое Всероссийское совещание. Научные материалы. С-Пб. С. 99-103.
109. Киселев Д.Н., Ипполитов, А.П. (2020) О последовательности арктоцефалитин (Ammonoidea) в верхнем байосе и нижнем бате Тимано-Печорского региона // Юрская система России: проблемы стратиграфии и палеогеографии. Материалы VIII Всероссийского совещания с международным участием. Онлайн-конференция, 7–10 сентября 2020 г. / В.А. Захаров (отв. ред.), М.А. Рогов, Е.В. Щепетова, А.П. Ипполитов (ред.). Сыктывкар: ИГ Коми НЦ УрО РАН. С. 107-112.
110. Киселев Д. Н., Рогов М. А. (2005) Зоны, подзоны и биогоризонты верхнего келловей и нижнего оксфорда Европейской России // Юрская система России: проблемы стратиграфии и палеогеографии. Москва: ГИН РАН. С. 128-134.

111. Киселев Д.Н., Рогов М.А. (2007а) Стратиграфия пограничных отложений бата и келловея в разрезе у с.Просек (Среднее Поволжье). Статья 1. Аммониты и инфразональная стратиграфия // Стратигр. Геол. корр. Т. 15. № 5. С. 74-106.
112. Киселев Д.Н., Рогов М.А. (2007б) Последовательность аммонитов в пограничных горизонтах бата и келловея в Среднем Поволжье // в: Захаров В.А. (отв. ред.) Юрская система России: проблемы стратиграфии и палеогеографии. Второе Всероссийское совещание. Научные материалы. Ярославль: Изд-во ЯГПУ. С. 102-120.
113. Киселев Д.Н. и др. (2012) Объекты геологического наследия Ярославской области: стратиграфия, палеонтология и палеогеография. М.: ЗАО «Издательский Дом «Юстицинформ». 304 с.
114. Киселев Д.Н., Рогов М.А. (2018) Аммониты и стратиграфия терминальной части средневожского подъяруса верхней юры (зона *Epirvirgaticites nikitini* и её аналоги) Панбореальной надобласти. Статья 2. *Titanites* и *Glaucolithites* // Стратиграфия. Геологическая корреляция, Т. 26, № 1. С. 34-82.
115. Князев В.Г. Аммониты и зональная стратиграфия нижнего оксфорда севера Сибири // Тр. ИГиГ СО АН СССР, 1975. Вып. 275. 139 с.
116. Князев В.Г., Меледина С.В., Месежников М.С., Сакс В.И. (1973) О зональном расчленении пограничных слоев келловея и оксфорда на Севере СССР // Докл. АН СССР. Т. 209, № 3. С. 655-658.
117. Князев В.Г., Гриненко В.С., Девятков В.П., Шурыгин Б.Н., Меледина С.В., Никитенко Б.Л., Дзюба О.С. (2002) Региональная стратиграфическая схема юрских отложений Восточной Якутии // Отечественная геология. Т. 4. С. 73-80.
118. Князев В.Г., Меледина С.В., Кутыгин Р.В., Довгополик Д.А. (2006) Зональная последовательность верхнего бата и нижнего келловея Арктической Якутии // Ред. Каныгин А.В. и др. Палеонтология, биостратиграфия и палеобиогеография бореального мезозоя: Материалы науч. сес. Новосибирск: АИ «Гео», 2006. С. 104-107.
119. Князев В.Г., Кутыгин Р.В., Меледина С.В. (2007) Зональная шкала верхнего бата и нижнего келловея Северной Сибири по аммонитам // Юрская система России: проблемы стратиграфии и палеогеографии. Второе Всероссийское совещание [текст]: научные материалы / В.А.Захаров (отв. ред.), О.С. Дзюба, Д.Н.Киселев, М.А.Рогов (редколлегия) - Ярославль: Изд-во ЯГПУ. С. 124-131.
120. Князев В.Г., Кутыгин Р.В., Меледина С.В. (2009а) Кадоцератины и зональная стратиграфия нижнего келловея Севера Сибири // Современные проблемы изучения головоногих моллюсков. Морфология, систематика, эволюция, экология и биостратиграфия (Москва, 2–4 апреля 2009 г.) Российская академия наук,

Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН; под ред. Т.Б. Леоновой, И.С. Барскова, В.В. Митта. М.: ПИН РАН. С. 110-117.

121. Князев В.Г., Кутыгин Р.В., Меледина С.В. (2009б) Зональная шкала верхнего бата Восточной Сибири по аммонитам // Стратиграфия. Геологическая корреляция. Т.17. № 2. С. 86-97.

122. Князев В.Г., Кутыгин Р.В., Меледина С.В. (2009в) Зональное деление нижнего келловоя севера Сибири // Юрская система России: проблемы стратиграфии и палеогеографии. Третье Всероссийское совещание: научные материалы / В.А. Захаров (отв. ред.).— Саратов: Издательский центр «Наука». С. 101–103.

123. Князев В.Г., Кутыгин Р.В., Меледина С.В. (2010) Новая аммонитовая зональная шкала нижнего келловоя севера Сибири // Стратиграфия. Геологическая корреляция. Т. 18, № 4. С. 45–64.

124. Князев В.Г., Кутыгин Р.В., Меледина С.В. (2011а) Зональное расчленение нижнего и среднего келловоя севера Сибири по аммонитам (Cardioceratidae) // Отечественная геология. № 5. С. 33-37.

125. Князев В.Г., Кутыгин Р.В., Меледина С.В. (2011б) О делении среднего келловоя севера Сибири по кардиоцератидам // Юрская система России: проблемы стратиграфии и палеогеографии. Четвертое Всероссийское совещание. 26-30 сентября 2011г., Санкт-Петербург. Научн. матер. СПб.: ООО «Издательство ЛЕМА». С. 110–112.

126. Князев В.Г., Кутыгин Р.В., Меледина С.В. (2011в) Среднекелловейские аммониты рода *Cadoceras* севера Сибири // Палеонтология, стратиграфия и палеогеография мезозоя и кайнозоя бореальных районов: Материалы научной сессии. Т. I. Мезозой. Новосибирск: ИНГГ СО РАН. С. 134-139.

127. Князев В.Г., Меледина С.В. (2011) Новые находки верхнебатовских аммонитов на севере Сибири // Стратиграфия. Геологическая корреляция. Т. 19. № 3. С. 121-125.

128. Князев В.Г., Меледина С.В., Алифиров А.С., Кутыгин Р.В. (2015) Среднекелловейский этап эволюции сибирских кардиоцератид // Современные проблемы изучения головоногих моллюсков. Морфология, систематика, эволюция, экология и биостратиграфия: Материалы совещания (г. Москва, 2-4 апреля 2015 г.). Вып. 4. С. 40-45

129. Князев В.Г., Меледина С.В., Алифиров А.С., Никитенко Б.Л. (2017) Раннекелловейский род *Cadochamousssetia* (Ammonoidea, Cardioceratidae) в низовьях р. Анабар, север Средней Сибири // Стратиграфия. Геологическая корреляция. Т. 25. № 4. С. 26-41

130. Князев В.Г., Меледина С.В., Алифиров А.С. (2018) *Protolongaeviceras* - новый среднекелловейский род аммонитов семейства Cardioceratidae // Фундаментальная и

прикладная палеонтология: Материалы LXIV сессии Палеонтологического общества при РАН (г. Санкт-Петербург, 2-6 апреля 2018 г.). С. 59-60

131. Князев В.Г., Меледина С.В., Алифиров А.С. (2019) Монографическое описание среднекелловейского рода *Protolongaeviceras* // Геология и минерально-сырьевые ресурсы Сибири. № 2 (38). С. 16-23

132. Князев В.Г., Меледина С.В., Алифиров А.С. (2020) Средний келловей Сибири: аммониты и зональное деление // Стратигр. геол. корр. Т. 28. № 3. С. 63-81.

133. Конторович А.Э., Конторович В.А., Рыжкова С.В., Шурыгин Б.Н., Вакуленко Л.Г., Гайдебурова Е.А., Данилова В.П., Казаненков В.А., Ким Н.С., Костырева Е.А., Москвин В.И., Ян П.А. (2013) Палеогеография Западно-Сибирского осадочного бассейна в юрском периоде // Геология и геофизика, т. 54, № 8, С. 972-1012.

134. Кошелкина З.В. (1958) Стратиграфия юрских отложений Вилуйской впадины и Приверхоянского краевого прогиба // Тр. Московского геологоразведочного института им. С.Орджоникидзе. Т. XXXIII. С. 89-100.

135. Кошелкина З.В. (1963) Стратиграфия и двустворчатые моллюски юрских отложений Вилуйской синеклизы и Приверхоянского краевого прогиба // Тр. СВКНИИ. Вып. 5. 219 с.

136. Красилов В. А. (1977) Эволюция и биостратиграфия. М., Наука. 255 с.

137. Крымгольц Г.Я. (ред.) (1949) Атлас руководящих форм ископаемых фаун СССР. Том IX. Верхняя юра. М.: Гос. Изд-во Геол. лит-ры. 332 с.

138. Крымгольц Г.Я., Сазонов Н.Т., Камышева-Елпатьевская В.Г. (1958) Надсемейство *Stephanoceratacea* // Основы палеонтологии. Моллюски - головоногие, II. С. 75-79.

139. Крымгольц Г.Я. (1960) Методика определения мезозойских головоногих. Л.: Изд. ЛГУ, 88 с.

140. Крымгольц Г.Я. и др. (1968) Юрский период. Атлас литолого-палеогеографических карт СССР. Том 3. Триасовый, юрский и меловой период. Аэрогеологический трест, Москва. 80 с.

141. Лагузен И.И. (1883) Фауны юрских образований Рязанской губернии. Тр. Геол. Ком. Т. 1. No.1. 94 с.

142. Леонова Т.Б. (2012) Онтофилогенетические исследования палеозойских аммоноидей // Изв. РАН. Сер. биол. № 2. С. 237–248.

143. Ломинадзе Т.А. (1967) Келловейские макроцефалитиды Грузии и Северного Кавказа. Тбилиси: Мецниереба. 208 с.

144. *Ломинадзе Т.А.* (1977) К изучению онтогенетического развития перегородочной линии кадоцератин // Известия академии наук ГССР. Серия биологическая, т. 3, № 4. С. 326-330.
145. *Ломинадзе Т.А.* (1975) Кардиоцератиды Кавказа и их палеобиологическая история // Фонды Института палеобиологии АН Грузии. 201 с.
146. *Ломинадзе Т.А.* (1982) Келловейские аммониты Кавказа. Тбилиси: Мецниереба. 140 с.
147. *Ломинадзе Т.А.* (2004) Келловейские кадоцератины Кавказа // Тр. ГИН АН Грузии. Нов. Сер. Вып. 119. С. 347-369.
148. *Луппов Н.П., Друщиц В.В.* (отв. ред.) (1958) Моллюски – головоногие. II. Основы палеонтологии. М.: Изд-во АН СССР. 359 с.
149. *Майр Э.* (1974) Популяции, виды и эволюция. Перевод с английского М. В. Миной. Под редакцией и с предисловием проф. В. Г. Гептнера. М.: Изд-во «Мир». 460 с.
150. *Макридин В.П., Мигачева Е.Е., Стерлин Б.П.* (1972) Украинская синеклиза и северо-западная окраина Донецкого складчатого сооружения // Стратиграфия СССР. Юрская система. М., «Недра». С. 97-112.
151. *Малёнкина С.Ю., Школин А.А., Пекин А.А.* (2007) Новые данные о строении юрских отложений г. Москвы // Юрская система России: проблемы стратиграфии и палеогеографии: науч. мат. Ярославль: Издательство ЯГПУ. С. 143-146.
152. *Малёнкина С.Ю., Школин А.А.* (2009) Новые данные о келловейских и оксфордских отложениях г. Москвы // Юрская система России: проблемы стратиграфии и палеогеографии. Третье Всероссийское совещание: научные материалы / В.А. Захаров (отв. ред.).— Саратов: Издательский центр «Наука». С. 133-136.
153. *Международный стратиграфический справочник.* Сокращенная версия. (Ред. Гладенков Ю.Б.). М.: Геос, 2002. 38 с.
154. *Мейен СВ.* (1978) Основные аспекты типологии организмов // Журн. общ. биол. Т. 39. №4. С. 495–508.
155. *Меледина С.В.* (1973) Аммониты и зональная стратиграфия байоса-бата Сибири // Тр. ИГиГ СО АН СССР. Вып. 153. 152 с.
156. *Меледина С.В.* (1987) Аммониты и зональная стратиграфия келловей суббореальных районов СССР // Тр. ИГиГ СО АН СССР. Вып. 691. 182 с.
157. *Меледина С.В.* (1976) Келловейский ярус // Стратиграфия юрской системы Севера СССР. Из. Наука, М. С. 209-227.
158. *Меледина С.В.* (1977) Аммониты и зональная стратиграфия келловей Сибири // Тр. ИГиГ СО АН СССР. Вып. 365. 289 с.

159. Меледина С.В. (1982) Келловейский ярус // Зоны юрской системы СССР. Изд. Наука, М. 1982. С. 81-95.
160. Меледина С.В. (1983) Особенности дифференциации бореальных аммонитов в келловее // Мезозой советской Арктики. Новосибирск: "Наука". С. 38-60.
161. Меледина С.В. (1984) Неправомерность использования вида *Kosmoceras enodatum* Nikitin в качестве подзонального индекса нижнего келловоя // Геология и геофизика. №5. С. 55-61.
162. Меледина С.В. (1986) Зональное деление нижнего келловоя Русской платформы // Изв. АН СССР. Сер. геол. № 7. С. 66-74.
163. Меледина С.В. (1987) Аммониты и зональная стратиграфия келловоя суббореальных районов СССР // Тр. ИГиГ СО АН СССР. Вып. 691. 182 с.
164. Меледина С.В. (1991) Зональная схема «бореального бата» - нижнего келловоя Сибири // Детальная стратиграфия и палеонтология юры и мела Сибири. Тр. ИГиГ СО АН СССР. Вып. 769. С. 125-154.
165. Меледина С.В. (1994) Бореальная средняя юра России // Тр. ИГиГ СО РАН. Вып. 819. 184 с.
166. Меледина С.В. (1998) Особенности развития семейства *Cardioceratidae* (аммониты) и его роль в зональной стратиграфии бореальной юры // Актуальные вопросы геологии и географии Сибири. Материалы научной конференции, посвященной 120-летию основания Томского Государственного Университета, 1-4 апреля 1998 года. Том 1. Томск. С. 268-272.
167. Меледина С.В. (1999) Аммониты из бореального верхнего бата острова Котельный // Геол. и геофизика. Т. 40. № 10. С. 1397-1404.
168. Меледина С.В. (2013) Зональная шкала байоса и бата Сибири в свете новых палеонтологических данных // Юрская система России: проблемы стратиграфии и палеогеографии. V Всероссийское совещание: научные материалы / В.А.Захаров (отв. ред.), М.А.Рогов, Б.Н.Шурыгин (редколлегия). Екатеринбург: ООО "Издательский дом "ИздатНаукаСервис". С. 140-142.
169. Меледина С.В. (2014) О корреляции зон байоса и бата Сибири в свете новых палеонтологических данных // Стратиграфия. Геологическая корреляция. Т. 22, № 6. С. 45-5.
170. Меледина С.В., Михайлов Ю. А., Шульгина Н.И. (1979) Новые данные о стратиграфии и аммонитах верхней юры (келловоя и оксфорда) Севера СССР // Геология и геофизика, № 12. С. 29-40.

171. Меледина С.В., Шурыгин Б.Н., Злобина О.Н., Левчук М.А., Нальняева Т.И., Никитенко Б.Л. (1991) Чекуровская свита (бат-келловей) в стратотипе // Детальная стратиграфия и палеонтология юры и мела Сибири. Тр. ИГиГ СО АН СССР. Вып. 769. С. 5-37.
172. Меледина С.В., Алифиров А.С. (2007) Хронология и биогеография келловей Западной Сибири по аммонитам // Вопросы стратиграфии, палеонтологии и палеогеографии (посвящается 100-летию со дня рождения Г.Я.Крымгольца). Санкт-Петербург, 2007. С. 92-102.
173. Меледина С.В., Никитенко Б.Л., Шурыгин Б.Н., Дзюба О.С., Князев В.Г. (2011) Современная комплексная зональная шкала юры Сибири и бореальный стандарт // Новости палеонтологии и стратиграфии. Вып. 16—17: Прил. к журналу "Геология и геофизика", т. 52. С. 17-40.
174. Меледина С.В., Князев В.Г., Маринов В.А., Алифиров А.С., Игольников А.Е. (2015) Новое в аммонитовой стратиграфии юры полуострова Юрьюнг-Тумус // Юрская система России: проблемы стратиграфии и палеогеографии. VI Всероссийское совещание: научные материалы / В.А.Захаров (отв. ред.), М.А.Рогов, А.П. Ипполитов (редколлегия). Махачкала: АЛЕФ. С. 188-190.
175. Месежников М.С. (1992) Зональные стратиграфические подразделения (назначение, содержание, виды) // Известия АН СССР. Серия геологическая. № 6. С. 515.
176. Месежников М.С., Шульгина Н.И. (1972) Северная часть Сибирской платформы и Таймыро-Североземельская складчатая область (Северная Сибирь) // Стратиграфия СССР. Юрская система. М., «Недра». С. 308-328.
177. Месежников М.С., Калачева Е.Д., Ротките Л.М. (1989) Зональное деление среднего и верхнего оксфорда Русской платформы по аммонитам // в: Средний и верхний оксфорд Русской платформы. Труды МСК. Т.19. С. 35-43.
178. Митта В.В. В. А. (2000а) Щировский и изучение мезозоя алатырско-курмышского края (Среднее Поволжье) // VM-Novitates. №5. 20 с.
179. Митта В.В. (2000б) Аммониты и биостратиграфия нижнего келловей Русской платформы // Бюлл. КФ ВНИГНИ. № 3. 144 с.
180. Митта В.В. (2003) О пограничных отложениях келловей и оксфорда бассейна Волги // VM-Novitates. Новости из Геологического музея В.И. Вернадского. № 11. С. 1—21.
181. Митта В.В. (2006) Первая находка *Arctocephalites* (Cardioceratidae, Ammonoidea) в средней юре бассейна Печоры // Современные проблемы изучения головоногих



- моллюсков. Матер. Всеросс. совещ., Москва, 8-10 ноября 2006 г. М.: ПИН РАН, 2006. С. 82-84.
182. *Mumma V.B.* (2007б) Граница байоса-бата в Европейской России // в: Захаров В.А. (отв. ред.) Юрская система России: проблемы стратиграфии и палеогеографии. Второе Всероссийское совещание. Научные материалы. Ярославль: Изд-во ЯГПУ. С. 161-163.
183. *Mumma V.B.* (2008) Род *Kepplerites* Neumayr et Uhlig (Kosmoceratidae, Ammonoidea) в пограничных отложениях бата и келловея (средняя юра) Русской платформы // Палеонт. журн. № 1. С. 7-14.
184. *Mumma V.B.* (2009а) Верхний байос и нижний бат бассейна Печоры и бореально-тетическая корреляция // Стратиграфия. Геологическая корреляция. Т. 17. № 1. С. 77-87.
185. *Mumma V.B.* (2009б) Род *Eckhardites* (Cardioceratidae, Ammonoidea) в нижнем келловее суббореальной юры // Палеонт. журн. № 1. С.47-53.
186. *Mumma V.B.* (2010) Верхний байос в Среднем Поволжье (Татарстан) // ПАЛЕОСТРАТ-2010. Годичное собрание секции палеонтологии МОИП и Московского отделения Палеонтологического общества, Москва, 25—26 января 2010 г. Программа и тезисы докладов. Ред. Алексеев А.С. М.: ПИН РАН. С. 33—34.
187. *Mumma V.B.* (2011) Аммониты рода *Cadoceras* (Cardioceratidae) из верхов бата – низов келловея Северного Кавказа (Ингушетия) // Палеонтологический журнал. № 6. С. 17-25.
188. *Mumma V.B.* (2015) Род *Oraniceras* (Parkinsoniidae, Ammonoidea) в нижнем бате юга Европейской части России // Палеонт. журн. № 6, С. 38–42.
189. *Mumma V.B.* (2016) О филогении ранних Cardioceratidae (Ammonoidea) и среднерусских представителях Cadoceratinae на рубеже бата и келловея // Палеонт. журн. № 4. С. 42–51.
190. *Mumma V.B., Стародубцева И.А.* (1998) Полевые работы 1998 г. и биостратиграфия нижнего келловея Русской платформы // VM-Novitates. Новости из Геологического музея им. В.И. Вернадского РАН. № 2. 20 с.
191. *Mumma V.B., Стародубцева И.А.* (2000) В.А. Щировский и изучение мезозоя алатырско-курмышского края (Среднее Поволжье) // VM-Novitates. № 5. 20 с.
192. *Mumma V.B., Сельцер В.Б.* (2002) Первые находки Arctoceratitinae (Ammonoidea) в юре юго-востока Русской платформы и корреляция бореального батского яруса со стандартной шкалой // Тр. НИИЯГеологии СГУ. Нов. сер. Т.Х. Саратов: Научная книга. С. 12-39.

193. Митта В.В., Захаров В.А., Барсков И.С., Сельцер В.Б., Иванов А.В. (2011) Верхний байос и нижний бат окрестностей Саратова: малакологическая характеристика и биостратиграфия // Стратиграфия. Геологическая корреляция. Т. 19. № 5, С. 32–45.
194. Митта В.В., Дитль Г. (2012) Слои с *Garantiana* в верхнем байосе Среднего Поволжья // Современные проблемы изучения головоногих моллюсков. Морфология, систематика, эволюция, экология и биостратиграфия. Материалы совещания, Москва, 9—11 апреля 2012 г. Ред. Леонова Т.Б., Барсков И.С., Митта В.В. М.: ПИН РАН. С. 91—94.
195. Митта В.В., Костылева В.В., Глинских Л.А. (2013) О байосе и бате (средняя юра) бассейна р. Ижма // Иванов А.В. (ред.) Проблемы геологии Европейской России. Сборник научных трудов Всероссийской научной конференции, посвященной 130-летию со дня рождения профессора Бориса Александровича Можаровского. Саратов. С. 93-103.
196. Митта В.В., Алсен П. (2013) Аммониты и зональная шкала батского яруса Гренландии // Юрская система России: проблемы стратиграфии и палеогеографии. Екатеринбург. С. 149-151.
197. Митта В.В., Костылева В.В., Глинских Л.А., Шурыгин Б.Н., Стародубцева И.А. (2014) Стратиграфия средней юры юго-запада Республики Татарстан // Стратиграфия. Геол. корреляция. Т. 22. № 1. С. 31—46.
198. Мина М.В., Клевезаль Г.А. (1976) Рост животных. М.: Наука. 255 с.
199. Михайлов Н.П. (1966) Бореальные юрские аммониты (*Dorsoplanitinae*) и зональное расчленение волжского яруса // Тр. ГИН АН СССР. Вып. 151. С. 5-116.
200. Михальский А. (1890) Аммониты нижнего волжского яруса // Труды геологического комитета. Т. VIII. № 2. 330 с.
201. Никитин С. Н. (1878) Аммониты группы *Amaltheus funiferus* Phill. // Bulletin de la Société impériale des naturalistes de Moscou. Т. LIII. Pt. 2. С. 81-159.
202. Никитин С.Н. (1881) Юрские образования между Рыбинском, Мологой и Мышкиным: Матер. Геол. ком. Т.1, N 2. 131 с.
203. Никитин С.Н. (1884) Общая геологическая карта России. Лист 56: Тр. Геол. ком. Т. 1, N 2. 135 с.
204. Никитин С.Н. (1885) Общая геологическая карта России. Лист 71: Тр. Геол. ком. Т. II, N. 1. 218 с.
205. Никитин С.Н. (1889) Заметки о юре окрестностей Сызрани и Саратова // Изв. Геол. Ком. Т. 7. С. 289-327.
206. Никитенко Б.Л., Шурыгин Б.Н., Князев В.Г., Меледина С.В., Дзюба О.С., Лебедева Н.К., Пещевицкая Е.Б., Глинских Л.А., Горячева А.А., Хафаева С.Н. (2013) Стратиграфия

- юры и мела Анабарского района (Арктическая Сибирь, побережье моря Лаптевых) и бореальный зональный стандарт // Геология и геофизика, т. 54, № 8, С. 1047-1082.
207. *Никишич И. И.* (1915) Юрские отложения бассейна р. Белой на северном склоне Кавказа.-Изв. Геол. Ком., т. XXXIV, № 4. С. 509—538.
208. *Огнев В.Н.* (1933) Верхнеюрские окаменелости с острова Гукера (Земля Франца-Иосифа) // Тр. Аркт. ин-та. Т. 12. Л. С. 217-233.
209. *Олферьев А.Г.* (1986) Стратиграфия юрских отложений Московской синеклизы. // Юрские отложения Русской платформы. Л: Сб. ВНИГРИ. С. 48-61.
210. *Павлов А.П.* (1886) Аммониты зоны *Aspidoceras acanthicum* Восточной России // Труды Геологического Комитета. Т. II. № 3. 91 с.
211. *Парышев А.В.* (1968) Про новый вид представителя роду *Quenstedticeras* з келловою району Канивських дислокацій// Геол. журн. № 1, С. 22-25.
212. *Парышев А.В.* (1969) Келловейские аммониты района Каневских дислокаций. Дисс. на соискание уч. ст. канд. геол.-мин. наук. Киев. 256 с.
213. *Парышев А.В.* (1977) О новых нижнекелловейских аммонитах Среднего Приднестровья // Палеонтологический сборник. № 14. С. 70-75.
214. *Парышев А.В., Никитин И.И.* (1981) Головоногие моллюски юры Украины. Палеонтологический справочник. Киев: Наукова Думка. 142 с.
215. *Пригоровский М.М.* (1911) Из геологических наблюдений в западной части Рязанской губернии // Изв. Геол. Ком. Т. 30. № 9. С. 725-790.
216. *Ретин Ю.С.* (1999) Аммонитовые зоны юры о. Гукера (земля Франца-Иосифа) // Докл. РАН. Т. 367. №3. С. 389-393.
217. *Ретин Ю.С.* (2002) Новые аммониты из Печорского верхнего келлодея // Палеонт. журн. № 5. С. 33-38.
218. *Ретин Ю.С.* (2005) Новые данные по стратиграфии юры Печорской синеклизы // Бюл. МОИП. Отд. геол. Т. 80. Вып. 3. С. 17-25.
219. *Ретин Ю.С.* (2005) Аммонитовые шкалы циркумарктической средней юры // Юрская система России: проблемы стратиграфии и палеогеографии. М.: Изд-во ГИН РАН. С. 203-205.
220. *Ретин Ю.С.* (2007) Аммонитовая шкала Печорской юры // Бюлл. МОИП., отд. геол. Вып. 2. С. 24-31.
221. *Ретин Ю.С., Раишван Н.Х.* (1996) Келловейские аммониты Саратовского Поволжья и Мангышлака. СП б.: НПО "Мир и семья-95". 256 с.
222. *Ретин Ю.С., Захаров В.А., Меледина С.В., Нальняева Т.И.* (2006) Атлас моллюсков Печорской юры // Бюлл. ВНИГРИ. №3. СПб: Недра. 262 с.

223. Ретин Ю.С., Полуботко И.В., Киричкова А.И., Куликова Н.К. (2007а) Осадочный мезозой архипелага Земля Франца-Иосифа // Вопросы стратиграфии, палеонтологии и палеогеографии (посвящается 100-летию со дня рождения Г.Я.Крымгольца). Санкт-Петербург. С. 56-76.
224. Ретин Ю.С., Федорова А.А., Быстрова В.В., Куликова Н.К., Полуботко И.В. (2007б) Мезозой Баренцевоморского седиментационного бассейна // в: Киричкова А.В., Дмитриева Т.В. Стратиграфия и её роль в развитии нефтегазового комплекса России. СПб: ВНИГРИ. С. 112-161.
225. Решения Всесоюзного совещания по разработке унифицированной схемы стратиграфии мезозойских отложений Русской платформы. Л. Гостоптехиздат. 1955.
226. Робинсон В. Н. (1937) Через Главный Кавказский хребет и Кавказский государственный заповедник (геологическая экскурсия от с. Красной Поляны до ст. Каменноостской). В кн. «Экскурсия по Кавказу» под ред. А. П. Герасимова, ОНТИ НКТП СССР, глав. ред. геол.-разв. и геодез. лит.-ры.
227. Rogov M.A. (2001) Юрские гаплоцератины (Ammonoidea) Европейской части России. Неопубл. канд. дисс. Москва, МГУ. 475 с.
228. Rogov M.A., Egorov E.Yu. (2003) Полиморфизм у некоторых раннеоксфордских оппелиид (Ammonoidea) Русской платформы // в: Богданов Н.А., Васильева Т.И., Вержбицкий В.Е. и др. (ред.) Современные вопросы геологии. Мат. Конф. 3-и Яншинские чтения, 26-28 марта 2003 г. М.: Научный мир, 2003. С. 245-248.
229. Rogov M.A., Gulyaev D.B., Kisilev D.N. (2009a) Палеобиогеография и корреляционный потенциал инфразональных биостратиграфических подразделений // Палеонтология и совершенствование стратиграфической основы геологического картографирования. Материалы LV сессии Палеонтологического общества при РАН (6 -10 апреля 2009 г. Санкт-Петербург). Санкт-Петербург: ВСЕГЕИ. С. 127-129.
230. Rogov M.A., Kisilev D.N., Zakharov V.A., Tesakova E.M., Pimenov M.V., Gужиков А.Ю., Маникин А.В., Малёнкина С.Ю., Глинских Л.А. (2009б) Разрезы юрских отложений ВосточноЕвропейской платформы как возможные кандидаты в глобальные стратотипы границ келловейского, оксфордского и титонского ярусов // Бюллетень Региональной Межведомственной Комиссии по Центру и Югу Русской платформы. Вып.4. М.: РАЕН. С. 6066.
231. Rogov M.A., Gulyaev D.B., Kisilev D.N. (2012a) Биогоризонты – инфразональные биостратиграфические подразделения: опыт совершенствования стратиграфии юрской системы по аммонитам // Стратиграфия. Геологическая корреляция. Т. 20. № 2. С. 101-121

232. *Рогов М.А., Киселев Д.Н., Щенетова Е.В.* (2012б) Стратиграфия келловоя и верхней юры Оренбургской области: новые биостратиграфические результаты и предложения по свитному делению // Бюллетень Региональной межведомственной стратиграфической комиссии по центру и югу Русской платформы. Выпуск 5. М.: РАЕН. С.129-137.
233. *Романович В.В.* (1980) О систематическом положении некоторых келловейских кардиоцератид // Тр. Ин. Геол. Коми фил. АН СССР. Вып. 33. С. 67-80.
234. *Ронов А.Б., Хаин В.Е., Балуховский А.Н.* (1989) Атлас литолого-палеографических карт мира. Мезозой и кайнозой континентов и океанов. Л.: МинГео СССР. 89 с.
235. *Руженцев В.Е.* (1962) Надотряд Ammonoidea. Аммоноидеи. Общая часть / Моллюски – головоногие. I. Основы палеонтологии. М.: Изд-во АН СССР. С. 243-333.
236. *Сазонов Н.Т.* (1953) Стратиграфия юрских и нижнемеловых отложений Русской платформы, Днепровско-Донецкой и Прикаспийской впадин // Бюлл.МОИП, Отд. геологии. Т. 28. 5. С. 71-100.
237. *Сазонов Н.Т.* (1957) Юрские отложения центральных областей Русской платформы. Л.: Гостоптехиздат. 154 с.
238. *Сазонов Н. Т.* и др. (1961) Батский век. Келловейский век. Атлас литолого-палеогеографических карт Русской платформы и ее геосинклинального обрамления. Часть 2. Мезозой и кайнозой. М-Л: ГНТИ. Листы 55,56.
239. *Сазонов Н.Т.* (1965) Новые данные о келловейских, оксфордских и кимериджских аммонитах // Фауна мезозоя и кайнозоя европейской части СССР и Средней Азии. Тр. ВНИГНИ, Т.XLIX. М.: Недра. С. 3-99.
240. *Сазонова И.Г.* (1977) Аммониты пограничных слоев юрской и меловой систем Русской платформы // Тр. ВНИГНИ. Вып. 185. 128 с.
241. *Сазонова И.Г., Сазонов Н.Т.* (1967) Палеогеография Русской платформы в юрское и раннемеловое время. Издательство "Недра". Ленинград. 440 с.
242. *Сакс В.Н., Месежников М.С., Шульгина Н.И.* (1964) О связях юрских и меловых бассейнов на севере и юге Евразии // Международн. Геол. Конгр., XXII сессия. Доклады советских геологов. М.: Наука. С. 163-174.
243. *Сакс В.Н., Меледина С.В., Месежников М.С., Шульгина Н.И.* (1970) Об объеме и положении келловейского яруса в Арктике // Геология и геофизика. № 1. С. 31-38.
244. *Сакс В.Н., Дарис А.С., Дарис А.А.* и др. (1972) Совещание по биостратиграфии морского мезозоя Сибири и Дальнего Востока // Геологии и геофизика. N. 7. С. 136-147.
245. *Сакс В.Н.* (ред.) (1976) Стратиграфия юрской системы севера СССР. М.: Наука. 436 с.

246. Сапунов И., Начев И. (1959) Амонитна фауна от юрата от южната част на Западна Стара планина // Трудове върху геолгията на България, серия палеонтология, кн. 1. София. С. 51—73.
247. Сахаров А.С. (1987) Зоогеографическое районирование Северо-Восточного Кавказа по позднеюрским аммоноидеям // Палеонтология и реконструкция геологической истории палеобассейнов. Труды XXIX сессии ВПО. Л.: Наука. С. 110-116.
248. Северцов А.Н. (1921) Этюды по теории эволюции. Берлин. 312 с.
249. Северцов А.Н. (1939) Морфологические закономерности эволюции. М.-Л.: Изд-во АН СССР. 610 с.
250. Сей И.И., Калачева Е.Д. (1983) Об инвазиях тетических аммонитов в бореальные позднеюрские бассейны востока СССР // в: Захаров В.А., Нальняева Т.И. (ред.) Мезозой Советской Арктики. Новосибирск: Наука. С. 61-72.
251. Сей И.И., Калачева Е.Д., Полуботко И.В., Вукс В.Я. (2006) Юрская система // Зональная стратиграфия фанерозоя России. СПб., Изд-во ВСЕГЕИ. С. 121—140.
252. Сельцер В.Б. (1999) Новое местонахождение келловей-нижнеоксфордской аммонитовой фауны на территории Саратовского Поволжья // Проблемы геоэкологии Саратова и области. Вып.3. Саратов: ГУНЦ «Колледж». С. 102-107.
253. Сельцер В.Б. (2005) Инфразональные биостратоны келловей Саратовского Поволжья // Материалы первого Всероссийского совещания «Юрская система России: проблемы стратиграфии и палеогеографии» / Захаров В.А., Рогов М.А., Дзюба О.С. (ред.) М.: ГИН РАН. С. 230-232.
254. Смирнова С.Б., Шубин С.В., Барсков И.С. (1999) Палинокомплексы пограничных отложений средней и верхней юры в центральных и южных районах Московской синеклизы // Вестн. Моск. Унив. Сер. 4. Геол. №5. С. 28-32.
255. Смородина Н. (1926) О генетических взаимоотношениях аммонитов сем. *Cardioceratidae* // НИИ при физ.-мат. ф-те МГУ I. Т.1, Вып. 1-2. С. 97-114.
256. Смородина Н. (1928) О систематическом положении рода *Chamoussetia* Douv. // НИИ при физ.-мат. ф-те МГУ I. N. 3-4. С. 418-426.
257. Соколов Д. Н. (1906) Геологические исследования в юго-западной части 130-го листа десятиверстной карты Европейской России. Изв. Геолкома. Т. 25. С-Пб. С. 495-520.
258. Соколов Д. Н. (1912) К аммонитовой фауне Печорской юры // Тр. Геол. Ком. Нов. сер. Вып. 76. 65 с.
259. Соколов М. И. (1929) Геологические исследования по р.Унже в 1925 г. // НИИ при физ.-мат. ф-те МГУ I. Т. 2. № 2. С. 5-31.

260. *Стародубцева И.А.* (2012) Келловой окрестностей Елатьмы: история изучения, музейные коллекции // Проблемы палеоэкологии и исторической геоэкологии. Сборник научных трудов Всероссийской научной конференции, посвященной 80-летию со дня рождения профессора Виталия Георгиевича Очева. Саратов, 2012. С. 213-220.
261. *Степанов Д.Л., Месежников М.С.* (1979) Общая стратиграфия (принципы и методы стратиграфических исследований). Л.: Недра. 423 с.
262. *Столярова Л.Р.* (2007) Новый род кардиоцератид (*Ammonoidea*) из верхнего келловоя – нижнего оксфорда Севера Сибири // Палеонтологический журнал. № 3. С. 10 – 15.
263. *Стратиграфический кодекс России.* Издание третье, утвержден бюро МСК 18 октября 2005 г. СПб: изд-во ВСЕГЕИ. 2019. 96 с.
264. *Тазихин Н. Н., Крымгольц Г. Я., Сакс В. Н., Сазонов Н. Т., Месежников М. С.* (1975) Палеогеография. Юрский период // Объяснительная записка к Атласу литолого-палеогеографических карт СССР. Том 3. Триасовый, юрский и меловой период. Москва, Недра. С. 81-113.
265. *Топчишвили М.В., Ломинадзе Т.А., Церетели И.Д., Тодриа В.А., Надареишвили Г.Ш.* (2006) Стратиграфия юрских отложений Грузии // Тр. Геологического Института им. А.И.Джанелидзе, Нов. сер. Вып. 122. 453 с.
266. *Тучков И.И.* (1954) Юрские аммониты и белемниты Северо-Востока СССР // Материалы по геологии и полезным ископаемым Северо-Востока СССР. Вып. 8. Магадан. С. 96-125.
267. *Тучков И.И.* (1960) Новые данные по стратиграфии верхнетриасовых и юрских отложений Западного Приохотья (Тором-Тугурский район) // Докл. АН СССР. Т.134, № 3. С. 658-661.
268. *Тучков И.И.* (1967) Новые данные по стратиграфии среднеюрских отложений низовьев реки Лены // Докл. АН СССР. Т. 175. № 6. С. 1355-1358.
269. *Тучков И.И.* (1972) Новые данные по стратиграфии и верхней границе средней юры в Бореальной и Арктической областях // Изв. АН СССР. Сер. геол. № 2. С. 111-125.
270. *Тучков И.И.* (1973) Палеогеография и история развития Якутии в позднем палеозое и мезозое. М.: Наука. 206 с.
271. *Троицкая Е.А.* (1956) Род *Rondiceras Troizkaya gen. nov.* // Материалы по палеонтологии. Новые семейства и роды. Сб. ВСЕГЕИ. Вып. 12, С. 79-80.
272. *Унифицированная стратиграфическая схема юрских отложений Восточно-Европейской платформы.* (1993) - СПб.: Роскомнедра (ВНИГРИ). 27 листов.

273. *Унифицированная* региональная стратиграфическая схема юрских отложений Восточно-Европейской платформы (Утв. МСК 5 апреля 2012 г.) Объяснительная записка - Отв.ред.: В.В. Митта. Редкол.: А.С.Алексеев, С.М.Шик // Москва: ПИН РАН-ФГУП «ВНИГНИ», 2012, 64 с., схемы на 14 листах.
274. *Феофилактов К.М.* (1851) О юрских и меловых осадках Киевской губернии // Тр. Комиссии учрежд. при ун-те Св. Владимира. Киев. 56 с.
275. *Химшиашивили Н.Г.* (1961) Связь верхнеюрской фауны моллюсков Грузии с таковой Северного Кавказа // Тр. Ин-та палеобиологии АН Груз. ССР. Т VI. С. 123-212.
276. *Худяев И.Е.* (1927) Мезозойские осадки в районе р. Сысолы // Изв. Геол.Ком. Т. 46. N 5. С. 497-522.
277. *Цитович К.А.* (1928) Новые данные к стратиграфии келловеев в районе каневских дислокаций. Київ: Друкарня Київської Філії Книгоспілки. 12 с.
278. *Шевырев А.А.* (1960) Онтогенетическое развитие некоторых верхнеюрских аммонитов // Бюл. МОИП, Отд. Геол. Т. XXXV. № 1. С. 69-78.
279. *Шмальгаузен И.И.* (1935) Рост и дифференцировка // Рост животных. М.. С. 74-84.
280. *Шмальгаузен И. И.* (1938) Организм как целое в индивидуальном и историческом развитии. М.-Л.: Изд-во академии наук СССР. 144 с.
281. *Шмальгаузен И. И.* Пути и закономерности эволюционного процесса. (1939) М.: Из-во АН СССР. 232 с.
282. *Шульгина Н.И.* (1986) Юрские отложения Земли Франца-Иосифа // Юрские отложения Русской платформы. Сб. науч. тр. Л., ВНИГРИ. С. 111-118.
283. *Шульгина Н.И. Бурдыкина М. Д.* (1992) Биостратиграфические схемы юры и нижнего мела шельфов Баренцева, Норвежского и Северного морей // Геологическая история Арктики в мезозое и кайнозое. Под ред. И. С. Грамберга. СПб.: ВНИИОкеанология. С. 106-114.
284. *Шурыгин Б.Н., Никитенко Б.Л., Меледина С.В., Дзюба О.С., Князев В.Г.* (2011) Комплексные зональные шкалы юры Сибири и их значение для циркумарктических корреляций // Геология и геофизика, т. 52. № 8. С. 1051-1074.
285. *Alifirov A.S., Beisel A.L., Meledina S.V.* (2016) The Callovian and Late Jurassic ammonite-based chronostratigraphy of West Siberia: important findings, biostratigraphic review, and basin correlation West Siberia-South England // Swiss Journal of Palaeontology. Т. 135. № 1. С. 11-21
286. *Arkell W. J.* (1933) The Jurassic system in Great Britain. Oxford: Clarendon press. 681 p.



287. *Arkell W. J.* (1939) The ammonite succession at the Woodham Brick Company's Pit, Akeman Street Station, Buckinghamshire, and its bearing on the classification of the Oxford Clay // *Quarterly Journal of the Geological Society*, 95. P. 135-222.
288. *Arkell W.J.* (1941) The Upper Oxford Clay at Purton, Wilts, and the Zones of the Lower Oxfordian // *Geological Magazine*. V. LXXVIII. no.3. P.161-172.
289. *Arkell W. J.* (1944) A Monograph on the Ammonites of the English Corallian Beds. Part X. // *Monographs of the Palaeontographical Society*. V. 98. Is. 431. P. 269–296.
290. *Arkell W. J.* (1946a) A Monograph on the Ammonites of the English Corallian Beds. Part XI. // *Monographs of the Palaeontographical Society*. V. 99. Is. 435. P. 297–332.
291. *Arkell, W. J.* (1946b) Standard of the European Jurassic // *Geological Society of America Bulletin* 57. P. 1-34.
292. *Arkell W.J.* (1951) Proposed addition to the “Official list of generic names in zoology” of the names of twenty one genera of Jurassic ammonites (Class Cephalopoda, order Ammonoidea) and matters incidental thereto // *Bulletin of Zoological Nomenclature*, 2(6/8). P. 224-233.
293. *Arkell W.J.* (1956). *Jurassic Geology of the World*. Edinburgh & London (Oliver & Boyd). 806 pp.
294. *Arkell W. J.* et al. (1957) In Moore, R. C. (Editor): *Treatise on Invertebrate Paleontology*. Part L. Mollusca 4, Cephalopoda, Ammonoidea. Geol. Soc. Am. and Univ. Kansas Press. 490 p.
295. *Arthur A.J., Smith P.L., Monger J.W.H., Tipper H.W.* (1993) Mesozoic stratigraphy and Jurassic paleontology west of Harrison Lake, southwestern British Columbia // *Bulletin of the Geological Survey of Canada*, no. 441. 62 p.
296. *De Baets K., Bert D., Hofmann R., Monnet C., Yacobucci M.M., Klug C.* (2015) Ammonoid intraspecific Variability / Ammonoid Paleobiology: From Anatomy to Ecology. // *Topics in Geobiology*, V. 43. Springer US. P. 359-426.
297. *Bardhan S., Dutta R., Chanda P., Mallick S.* (2012) Systematic revision and sexual dimorphism in *Choffatia* (Ammonoidea: Perisphinctoidea) from the Callovian of Kutch, India // *Palaeoworld*. № 21. P. 29–49.
298. *Bardhan S., Sardar S.K., Jana S.K.* (2002) The Middle Jurassic Kheraicerias Spath 1924 from the Indian Subcontinent // *Abh. Geol. B.-A. Band 57. S. 265–277*.
299. *De Beer G.R.* (1930) *Embryology and evolution*. Clarendon Press edit., Oxford. 116 p.
300. *Benecke E.W.* (1907) Über einem neuen Juraaufschluß im Unter-Elsaß. *Mitteilungen der Geologischen Landesanstalt von Elsaß- Lothringen*, VI, no. 1. P. 401-460.
301. *Blake J. F.* (1905-1907) A monograph of the fauna of the Cornbrash // *Palaeontographical Society Monographs*. V. 59, no. 61. 106 pp.

302. *Bonnot A.* (1993) Les Peltoceratinae (Ammonoidea) de la sous-zone à Trezeense (Zone à Athleta, Callovien supérieur) en Côte d'Or (France) // *Géobios*. V. 26, no. 2. P. 135-160.
303. *Bonnot A.* (1995) Les Aspidoceratidae d'Europe occidentale au Callovien supérieur et à l'Oxfordien inférieur. Thèse Université, Inédit, Dijon. 487 p.
304. *Bonnot A., Cariou É.* (1999) Réinterprétation de *Peltoceratoides athletoides* (Lahusen), 1883 (Ammonitina, Aspidoceratidae). Conséquences sur la biozonation du Callovien supérieur et de l'Oxfordien inférieur // *Annales de Paléontologie*. V. 85, no. 2. P. 155-171.
305. *Bonnot A., Courville Ph., Marchand D.* (2002) Parallel biozonation in the Upper Callovian and the Lower Oxfordian based on the Peltoceratinae subfamily (Ammonitina, Aspidoceratidae) // *Abhandlungen der Geologischen Bundesanstalt in Wien*, V. 57. P. 501-507.
306. *Bonnot A., Marchand D. & Garcia J.-P.* (1992) Le contact Dogger-Malm en Côte d'Or (France). II. La coupe type de Saulx-le-Duc. Interprétation biostratigraphique // *Bulletin scientifique de Bourgogne*. V. 45. P. 49-60.
307. *Bonnot A. & Marchand D.* (1994) - Le contact Dogger-Malm en Côte-d'Or (France). III. La coupe de Chaignay. Interprétations sédimentologique et biostratigraphique // *Bull. sci. Bourg.* V. 46. P. 43-50
308. *Bonnot A., Marchand D., Neige P.* (1999) Les Oppeliidae (Ammonitina) de l'horizon à Collotiformis (Callovien supérieur, zone à Athleta) de la région dijonnaise (Côte-d'Or, France) // *Annales de Paléontologie*. V. 85, no. 4. P. 241-263.
309. *Bonnot A., Marchand D., Pascal A. & Marquet J.-B.* (1984) Le contact Dogger-Malm en Côte d'Or (France). I. La coupe type de la Pérouse. Réinterprétations sédimentologique et stratigraphique // *Bulletin scientifique de Bourgogne*. V. 37, no. 2. P. 71-84.
310. *Brinkmann R.* (1923) Der Dogger und Oxford des Südbaltikums // *Jahrbuch der Preußischen Geologischen Landesanstalt*. V. 44. P. 1-477.
311. *Brinkmann R.* (1927) Der ostpreußisch-litauische Dogger und Unteroxford // *Schriften der Physikalisch-Ökonomischen Gesellschaft zu Königsberg*. V. 65. P. 1-49.
312. *Brinkmann R.* (1929a) Monographie der gattung Kosmoceras // *Abhandlungen der Gesellschaft der Wissenschaften zu Göttingen, mathematisch-physikalische Klasse, Neue Folge* XIII, no. 4. P. 1-123.
313. *Brinkmann R.* (1929b) Statistisch-biostratigraphische Untersuchungen an Mitteljurassischen Ammoniten Über Artbegriff und Stammesentwicklung // *Abhandlungen der Gesellschaft der Wissenschaften zu Göttingen, mathematisch-physikalische Klasse, Neue Folge*, XIII, no. 3. P. 1-241.
314. *Brochwicz-Lewinski W., Rozak Z.* (1975) Peristomal modifications of Upper Jurassic perisphinctids (Ammonoidea) // *Bull. Acad. Pol. Sci., Ser. Sci. Terre*. 22. P. 53-58.

315. *Brochwicz-Lewinski W., Rozak Z.* (1976) Some difficulties in recognition of sexual dimorphism in jurassic perisphinctids (Ammonoidea) // *Acta geol. Polon.* V. 21. no.1. P. 116-127.
316. *Brown T.* (1849) *Illustrations of the Fossil Conchology of Great Britain and Ireland.* London. 275 p.
317. *Buch L.von.* (1840) *Beitrage zur Bestimmung der Gebirgformationen in Russland.* Berlin. 128 p.
318. *Buckman S.S.* (1881) A descriptive Catalogue of some of the Species of Ammonites from the Inferior Oolite of Dorset // *Quarterly Journal of the Geological Society.* V. 37. P. 588-608
319. *Buckman S.S.* (1893) The Bajocian of the Sherborne district: its relation to subjacent and superjacent strata // *Quarterly Journal of the Geological Society.* V. 49. P. 479-522.
320. *Buckman S.S.* (1898) 'Jurassic' Time on the grouping of some divisions of so-called // *Quarterly Journal of the Geological Society.* V. 54. P. 442-462.
321. *Buckman S.S.* (1902) The term 'hemera' // *Geological Magazine.* V. IX. № XII. P. 554-557.
322. *Buckman S.S.* (1909–1930) *Yorkshire Type Ammonites.* London: Wesley. V. 1, no. 7. 790 p.
323. *Buckman S. S.* (1929) Jurassic Ammonoidea. In: *Mesozoic Palaeontology of Blairmore Region, Alberta* // *National Museum of Canada, Bulletin no. 58, Geol. Series No. 50.* P. 1-27.
324. *Callomon J.H.* (1955) The ammonite succession in the Lower Oxford Clay and Kelloways Beds of Kidlington, Oxfordshire and the zones of the Callovian stage // *Philos. Trans. Roy. Soc. London. Ser. Biol. Sci.* V. 239. P. 215-264.
325. *Callomon J.H.* (1959) The Ammonite Zones of the Middle Jurassic Beds of East Greenland // *Geological Magazine.* V. XCVI. no. 6. P. 505-513.
326. *Callomon J.H.* (1961) The Jurassic system in East Greenland, in Raasch, G. O. (ed.) *Geology of the Arctic 1.* Toronto U.P. P. 258-268.
327. *Callomon J.H.* (1964) Notes on the Callovian and Oxfordian Stages // *Colloque du Jurassique a Luxembourg, 1962.* Luxembourg. P. 262-292.
328. *Callomon J.H.* (1963a) The jurassic ammonite-faunas of East Greenland // *Experientia.* V. 19. P. 289–294.
329. *Callomon J.H.* (1963b) Sexual dimorphism in Jurassic ammonites // *Trans. Leicester Liter., Philos. Soc.* V. LVII. P. 21-56.
330. *Callomon J.H.* (1968) The Kelloways Beds and the Oxford Clay // *Sylvester-Bradley P.C. and Ford T.D. The Geology of the East Midlands.* Leicester Univ. Press. P. 264-290.

331. *Callomon J.H.* (1972) Jurassic system // An annotated map of the Permian and Mesozoic formations of East Greenland. *Meddelelser om Grønland*, bd. 168, no. 3. P. 15-20.
332. *Callomon, J. H.* (1975) Jurassic ammonites from the northern North Sea // *Norsk Geologisk Tidsskrift*. Oslo. V. 55. P. 373-386.
333. *Callomon J.H.* (1979) Marine boreal Bathonian fossils from the northern North Sea and their palaeogeographical significance // *Proc. Geol. Ass.* V. 90, no. 4. P. 163-169.
334. *Callomon J.H.* (1984a) Biostratigraphy, chronostratigraphy and all that-again // *Int. Symp. Jurassic Stratigr.*, Erlanger, Sept. 1–8, 1984a. V. III. Copenhagen: Geol. Surv. Denmark. P. 611–624.
335. *Callomon J.H.* (1984b) A review of the biostratigraphy of the post-Lower Bajocian Jurassic ammonites of the western and northern North America // *Geol. Assoc. Canada. Spec. Pap.* 27. P. 143–174.
336. *Callomon J.H.* (1985) The evolution of the Jurassic ammonite family *Cardioceratidae* // *Palaeontology. Spec. Papers.* no. 35. P. 49-90.
337. *Callomon J. H.* (1990) On the definition of the basal boundary stratotype of the Jurassic Oxfordian stage. In: Melendez G. (Ed.), 1st Oxfordian Meeting, Zaragoza 1988. *Publ. Sem. Pal. Zaragoza*, 2. P. 119-127.
338. *Callomon J.H.* (1993). The ammonite succession in the Middle Jurassic of East Greenland // *Bulletin of the Geological Society of Denmark*. V. 40. P. 83-113.
339. *Callomon J.H.* (1994) Jurassic ammonite biochronology of Greenland and the Arctic // *Bulletin of the Geological Society of Denmark*. V. 41. P. 128-137.
340. *Callomon J.H.* (1995) Time from fossils: S.S. Buckman and Jurassic high-resolution geochronology // Le Bas M.J. (ed.). *Milestones in geology. Mem. Geol. Soc. London. Mem. No.* 16. P. 127-150.
341. *Callomon J.H.* (2001) Fossils as geological clocks // *The age of the Earth: from 4004 BC to AD 2002*. Eds. Lewis C.L.E., Knell S.L. // *Geol. Soc. London. Spec. Publ.* V. 190. P. 237–252.
342. *Callomon J.H.* (2003a) Essay review (on *Stratigraphical Procedure* by Rawson et al., 2002) // *Proc. Geol. Assoc.* V.114. P. 263-269.
343. *Callomon J.H.* (2003b) The Middle Jurassic of western and northern Europe: its subdivisions, geochronology and correlations // *Bull. Geol. Surv. Denmark and Greenland*. V. 1. P. 61-73.

344. *Callomon J.H., Donovan D. T., Trumphy R.* (1972) An annotated map of the Permian and Mesozoic formations of East Greenland, *Meddelelser om Grønland*. bd. 168, N3. 36 p.
345. *Callomon J. H., Birkelund T.* (1980) The Jurassic transgression and the mid-late Jurassic succession in Milne Land, central East Greenland // *Geological Magazine*. V. 117. P. 211-226.
346. *Callomon J. H., Sykes R. M.* (1980) Subzones of the Callovian Stage. *In: Cope J.C.W. et al.* A correlation of Jurassic rocks in the British Isles. Part Two: Middle and Upper Jurassic. Geological Society of London Special Report. V. 15. P. 46-48.
347. *Callomon J.H., Dietl G., Galácz A., Gradl H., Niederhöfer H., Zeiss A.* (1987) On the stratigraphy of the Middle and early Upper Jurassic at Sengethal, near Neumarkt / Opf (Franconian Alb) // *Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde. Serie B*, no. 132. P. 1-53.
348. *Callomon J. H., Wright J. K.* (1989) Cardioceratid and kosmoceratid ammonites from the Callovian of Yorkshire // *Palaeontology*. V. 32, no. 4. P. 799-836.
349. *Callomon J. H., Dietl G., Page K. N.* (1988) On the Ammonite faunal horizons standart zonations of the Lower Callovian stage in Europe. *In: 2-nd Internat. Symposium Jurassic Stratigraphy*. Lisboa. P. 359-376.
350. *Callomon J.H., Chandler R.B.* (1990) A review of the ammonite horizons of the Aalenian-Lower Bajocian Stages in the Middle Jurassic of southern England // *Mem. Descr. della Carta Geol. d'Ital.* V. 40. P. 85-112.
351. *Callomon J.H., Dietl G.* (2000) On the Proposed Basal Boundary Stratotype (GSSP) of the Middle Jurassic Callovian Stage // *In: Hall R.I., Smith P.L. (eds).* Advances in Jurassic Research. GeoResearch Forum. V. 6. Uetikon-Zurich: Trans Tech Publ. P. 41-54.
352. *Cariou E.* (1967) Les zones d'Ammonites dans le Callovien du Centre-Est de la France // *La succession des faunes dans le Callovien francais .Ileme Coll. inter. du Jurassique*. Luxemburg. P. 3-16.
353. *Cariou E.* (1971) Caractères de la faune et subdivisions du Callovien supérieur en Poitou (France). *Annales Instituti geologici publici hungarici LIV(2)*. P. 451-463.
354. *Cariou E.* (1974) Unités biochronologiques nouvelles dans le Callovien du Sud-Ouest de l'Europe (province subtéthysienne) // *Comptes rendu du Académie des Sciences, Paris, Série D* 279. P. 381-384.
355. *Cariou E.* (1985) Biostratigraphic subdivision of the Callovian Stage in the Subtethyan Province. *In: International Symposium on Jurassic Stratigraphy, Erlangen 1984*. P. 315-326.
356. *Cariou E., Elmi S., Mangold C., Thierry J., Tintant H.* (1967) La succession des faunes dans le Callovien francais. *In: Ileme Coll. inter. du Jurassique*. Luxemburg. P. 665-692.

357. *Cariou E., Hantzpergue P., et al., Biostratigraphie du Jurassique Ouest-Européen et Méditerranéen // Bulletin des Centres de recherches exploration-production Elf-Aquitaine. Mémoire, 17. P. 440.*
358. *Cariou E., Enay R., Atrops F., Hantzpergue P., Marchand D., Rioult M. (1997) Oxfordien. In: Cariou E. & Hantzpergue P. (Eds.), Biostratigraphie du Jurassique Ouest-Européen et Méditerranéen // Bulletin des Centres de recherches exploration-production Elf-Aquitaine. Mémoire, 17. P.79-86.*
359. *Cave R., Cox B M. (1975) The Kellaways Beds of the area between Chippenham and Malmesbury, Wiltshire // Bulletin of the Geological Survey of Great Britain. No. 54. P. 41-46.*
360. *Charpy N., Thierry J. (1977) Dimorphisme et polymorphisme chez Pachyceras Bayle (Ammonitina, Stephanocerataceae) du Callovien Supérieur (Jurassique Moyen) // Haliotis. V. 6. P. 185-218.*
361. *Collignon M. (1958) Atlas des fossiles caractéristiques de Madagascar. Fasc. 2. (Bathonien-Callovien) // Rép. Malgache Serv. Géol. Tananarive. pl. VII-XXXIII.*
362. *Contini D., Bonnot A., Marchand D. (1989) Le passage Dogger-Malm en bordure de la chaîne de l'Heute (Jura français) // Ann. Sc. Univ. Besançon. V. 4, no. 9. P. 17-25.*
363. *Corroy G. (1932) Le Callovien de la bordure orientale du bassin de Paris // Mémoires pour servir à l'explication de la carte géologique détaillée de la France. V. 3. P. 1-263.*
364. *Cope J.C.W. (1996) The role of the Secondary Standard in stratigraphy // Geological Magazine. V. 133. P. 107-110.*
365. *Courville Ph. (1989) Stratigraphie et paléontologie du Châtillonnais. Association Géologique Aubeoise // Extrait du Bulletin annuel. No. 11. 17 p.*
366. *Courville, P., Bonnot, A. (1998) Faunes ammonitiques et biochronologie de la zone à Athleta et de la base de la zone à Lamberti (Callovien supérieur) de la Côte de Meuse (France). Intérêts des faunes nouvelles d'Aspidoceratidae // Revue de Paléobiologie. V. 17, no. 2. P. 307-346.*
367. *Courville Ph., Bonnot A., Collin P-Y., Contini D., Marchand D. (1998) Coupures morphologiques et biochronologie chez les Kosmocerotinae de l'Est de la France (Callovien inférieur pp. a Callovien supérieur pp.) // C.R. Acad. Sci. Paris, Sciences de la terre et des planètes. 327. P. 685-691.*
368. *Courville Ph., Bonnot A. (2011) Cardiocerotinae (Ammonitina) de la Sous-zone à Cordatum (Zone à Cordatum, Oxfordien inférieur) - Neuvizy-Villers le Tourneur (Ardennes, France). In: Cardiocerotidae oxfordiens de la Cote de Meuse. Fossiles, revue française de paléontologie - Hors-Série II - Editions du Piat. P. 63-74.*

369. Cox B.M. (1988) English Callovian ( Middle Jurassic) perisphinctid ammonites. Part.1. Monogr. Paleontogr. Soc. P. 1-54.
370. Crickmay, C.H. (1925) The geology and paleontology of the Harrison Lake District, British Columbia, together with a general review of the Jurassic faunas and stratigraphy of western North America; Ph.D. thesis, Stanford University, Stanford, California. 140 p.
371. Crickmay, C.H. (1930) Fossils from Harrison Lake area, British Columbia // National Museum of Canada, Bulletin 63. P. 33-66.
372. De Beer G.R. (1940) Embryos and ancestors. Clarendon Press edit., Oxford. 197 p.
373. Debrand-Passard S., Delance J.-H., Lorenz J., Marchand D. (1978) Le Callovien supérieur et l'Oxfordien inférieur dans les départements du Cher et de la Nièvre. Précisions stratigraphiques, paléogéographiques et paléobiogéographiques Bull. B.R.G.M. // Bull. Bur. Rech. Géol. Min. V. 2(1), no. 4. P. 317-331
374. Dercourt J., Gaetani M. et al. (2000) Atlas peri-Tethys palaeogeographical maps. Gauthier-Villars, Paris. 24 maps.
375. Detterman R.L., Hartsock J.K. (1966) Geology of the Iniskin-Tuxedni region, Alaska // U.S. Geol. Surv. Prof. Paper 512. 78 p.
376. Dietl G. (1993) Der *punctulatum*-Horizont ein neuer Ammonitenfaunen-Horizont aus dem schwäbischen Ornatenton (Ober-Callovium, Mittlerer Jura) // Geologische Blätter für Nordost-Bayern. V. 43, no.1-3. P. 15-32.
377. Dietl G. (2011) Der *flexispinatum*-Horizont – ein neuer Ammonitenfaunen-Horizont aus dem schwäbischen Ornatenton (Ober-Callovium, Mittlerer Jura) // Jahreshefte der Gesellschaft für Naturkunde in Württemberg. V. 167. P. 29–42.
378. Dietl G. (2015) Eine reiche Ammonitenfauna aus der Grossouvrei-Subzone (Coronatum-Zone, Mittel-Callovium) im Ornatentoolith vom Breitenstein bei Bissingen a. d. Teck (Schwäbische Alb) // Jahreshefte der Gesellschaft für Naturkunde in Württemberg. V. 171. P. 173–190.
379. Dietl G., Mönnig E. (2016) Die Ammonitenfauna des oberen „Goldschneckenktons“ (Enodatum-Subzone, Calloviense-Zone, Unter-Callovium) von Bad Staffelstein - Uetzing/Oberfranken // Jahreshefte der Gesellschaft für Naturkunde in Württemberg. V. 172. P. 81–107.
380. Dietl G., Gygi R. (1998) Die Basis des Callovian (Mittlerer Jura) bei Liesberg BL, Nordchweiz // Eclogae geol. Helv. 91. P. 247-260.
381. Dietl G., Rosswog E., Schatz R. (2012) Die Ammoniten-Fauna des calloviense-Horizonts (Calloviense-Zone, Unter-Callovium, Mitteljura) von Kandern (Südbaden, SW-Deutschland) // Jh. Ges. Naturkde. Württemberg. 168 S. P. 5–28.

382. *Dietl G., Mönnig E.* (2016) Die Ammonitenfauna des oberen "Goldschneckentons" (Enodatum-Subzone, Calloviense-Zone, Unter-Callovium) von Bad Staffelstein – Uetzing/Oberfranken // Jahreshefte der Gesellschaft für Naturkunde in Württemberg, 172. P. 81–107.
383. *Dietze V., Dietl G.* (2006) Feinstratigraphie und Ammoniten-Faunenhorizonte im Ober Bajocium und Bathonium des Ipf-Gebietes (Schwäbische Alb, Südwestdeutschland) // Stuttg. Beitr. Naturk. Ser.B. No. 360. 51 s.
384. *Doguzhaeva L.A., Mapes R.H.* (2015) The Body Chamber Length Variations and Muscle and Mantle Attachments in Ammonoids // *Ammonoid Paleobiology: From Anatomy to Ecology. Topics in Geobiology*, V. 43. Springer US. P. 545-584.
385. *Dzik J.* (1994) Sexual dimorphism in the virgatitid ammonites // Proc. 3rd Pergola Int. Symp., Pergola, 25-30 october 1990. *Paleopelagos Spec. Publ.* 1. P.129-141.
386. *Dzyuba O.S., Guzhikov A.Yu., Manikin A.G., Shurygin B.N., Grishchenko V.A., Kosenko I.N., Surinskii A.M., Seltzer V.B., Urman O.S.* (2017) Magneto- and carbon-isotope stratigraphy of the Lower–Middle Bathonian in the Sokur section (*Saratov, Central Russia*): implications for global correlation // *Russian Geology and Geophysics*. V. 58. P. 206–224.
387. *Ebel K.* (1990) Swimming abilities of ammonites and limitations // *Palaeontologische Zeitschrift*. 64. P. 25–37.
388. *Ebel K.* (1992) Mode of life and soft body shape of heteromorph ammonites // *Lethaia*. 25. P. 179–193.
389. *Ebel K.* (1993) Negative buoyancy of ammonoids—reply // *Lethaia*. 26. P. 260.
390. *Enay R.* (1977) A propos du dimorphisme chez les ammonites jurassiques. Quelques reflexions // *Haliotis*. V. 6. P. 97-118.
391. *Donovan D.T.* (1953) The Jurassic and Cretaceous stratigraphy and palaeontology of Traill Ø, East Greenland // *Meddl. om Grønland*. Bd. 111. No. 4. 150 p.
392. *Donovan, D.T.* (1957) The Jurassic and Cretaceous system in East Greenland // *Meddl. om Grønland*. 155 p.
393. *Douvillé R.* (1912) Etude sur les cardiocératidés de Dives, Villers-sur-Mer et quelques autres gisements // *Mémoires de la Société géologique de France*. V. 45. P. 1-77.
394. *Douville R.* (1913) Sur deux représentants de l'espèce *Quenstedticeras praecordatum* R.D. // *Bulletin de la Société géologique de France, Série 4*, 13. P. 364-366.
395. *Douville R.* (1915) Études sur les cosmocératidés des collections de l'École Nationale Supérieure des Mines et de quelques autres collections publiques ou privées // *Mémoires pour servir à l'explication de la carte géologique détaillée de la France*. P. 1-75.



396. *Eichwald E.* (1865-1868) *Lethaea rossica ou paléontologie de la Russie. Second volume. Période moyenne. Texte.* Stuttgart: E. Schweizerbart (E. Koch). xxxvi+1304 pp., 1 fig. [V. 2, sect. 1, 1865: p. 1-832; V. 2, sect. 2, 1868, p. i-xxxvi, 833-1304].
397. *Eichwald E.* (1871) *Geognostisch-palaeontologische Bemerkungen über die Halbinsel Mangischlak und die Aleutischen Inseln.* St. Petersburg: Kaiserlichen Akademie der Wissenschaften. 200 s.
398. *Elmi S.* (1967) *Le Lias supérieur et le Jurassique moyen de l'Ardèche.* Documents des Laboratoires de Géologie de la Faculté des Sciences de Lyon, 19. P. 1-845.
399. *Evenchick, C. A., Poulton, T. P., & McNicoll, V. J.* (2010). Nature and significance of the diachronous contact between the Hazelton and Bowser Lake groups (Jurassic), north-central British Columbia // *Bulletin of Canadian Petroleum Geology.* V. 58, no. 3. P. 235–267.
400. *Fenton C.L., Fenton M.A.* (1928) *Ecologic interpretation of some biostratigraphic terms // American Midland Naturalist.* V. IX. No.1. P.1-23.
401. *Fischer P.* (1882) *Manuel de Conchyliologie et de Paleontologie Conchyliologique. F. IV.* Paris. P. 303-416.
402. *Fischer J.-C.* (Ed.) (1994) *Révision critique de la Paléontologie française d'Alcide d'Orbigny, V. 1. Céphalopodes jurassiques,* Paris: Masson, 340 pp.
403. *Fortwengler, D., Marchand, D.* (1991) *Nouvelles unites biochronologiques de l'Oxfordien inférieur (zone à Mariae).* In: 3rd International Symposium on Jurassic Stratigraphy; Poitiers, France, September 22–29, 1991. Résumés-Abstracts. P. 203–209.
404. *Fortwengler D., Marchand D.* (1994) *Nouvelles unités biochronologiques de la zone à Mariae (Oxfordien inférieur).* In.: 3<sup>rd</sup> Int. Symp. Jurassic Stratigr., Poitiers, 1991 // *Géobios.* MS. 17. P. 203-209.
405. *Fortwengler, D., Marchand, D. & Bonnot A.* (1997) *Les coupes de Thuoux et de Savournon (SE de la France) et la limite Callovien-Oxfordien // Geobios.* V. 30. P. 519-540.
406. *Fortwengler, D., Marchand, D., Bonnot A., Jardat R., Raynaud D.* (2012) *Proposal for the Thuoux section as a candidate for the GSSP of the base of the Oxfordian stage // Carnets de Géologie (Notebooks on Geology), Brest, CG2012A06.* P. 117–136.
407. *Frebold H.* (1961) *The Jurassic fauna of the Canadian Arctic. Middle and Upper Jurassic ammonites // Bull. Geol. Surv. Can.* No. 74. P. 1-43.
408. *Frebold H.* (1964a) *Illustrations of Canadian Fossils. Jurassic of Western and Arctic Canada. // Bull. Geol. Surv. Can.* Paper 63-4. 106 pp.
409. *Frebold H.* (1964b) *The Jurassic faunas of the Canadian Arctic. Cadoceratinae // Bull. Geol. Surv. of Can.* N 119. 27 p.

410. *Frebold H., Tipper H.W.* (1967) Middle Callovian sedimentary rocks and guide ammonites from southwestern British Columbia // *Bull. Geol. Surv. Can.* V. 67-21. P. 29.
411. *Frebold H., Tipper H.W.* (1975) Upper Callovian and Lower Oxfordian Ammonites from Southeastern Bowser Basin, British Columbia // *Canadian Journal of Earth Sciences.* V. 12. P. 145-157.
412. *Garetskii R. G., Aisberg R. E., and Starchik T. A.* (2004) Pripyat Trough: Tectonics, geodynamics, and evolution // *Russian Journal of Earth Sciences.* V. 6, no. 3. P. 217–250.
413. *Garstang W.* (1922) The theory of recapitulation: A critical restatement of the biogenetic law // *J. Linn. Soc. Zool.* 35. P. 81-101.
414. *George, T. N.* (1933) Palingenesis and palaeontology // *Biol. Rev.* V. 8. P. 107-135.
415. *Gérard Ch., Contaut H.* (1936) Les Ammonites de la Zone a *Peltoceras athleta* du centreouest de la France // *Mém. Soc. Geol. France.* N.S. T. XIII. Mém. No. 9. Fasc. 2/3. P. 1-79.
416. *Golonka J., Edrich M.E., Ford D.W., Pauken R.J., Bocharova N.Y. and Scotese C.R.* (1996) Jurassic Paleogeographic Maps of the World / *The Continental Jurassic*, Michael Morales, ed. // *Museum of Northern Arizona Bulletin.* V. 60. P. 1-6.
417. *Golonka J., Bocharova N.Y., Ford D.W., Edrich M.E., Bednarczyk J., Wildharber J.* (2003) Paleogeographic reconstructions and basins development of the Arctic // *Marine and Petroleum Geology.* V. 20. P. 211–248.
418. *Gould S.J.* (1977) *Ontogeny and phylogeny.* Cambridge: Belknap Press of Harvard University Press. 487 p.
419. *Grewingk C.* (1850) Beitrag zur Kenntniss der orographischen und geognostischen Beschaffenheit der Nord-West-Küste Amerikas mit den anliegenden Inseln // *Verhandlungen der Mineralogischen Gesellschaft zu St. Petersburg, für die Jahre 1848-1849.* P. 76-366.
420. *Gulyaev D.B., Kiselev D.N., Rogov M.A.* (2002) Biostratigraphy of the Upper Boreal Bathonian end Callovian of European Russia // in: Martire L. (ed.). 6<sup>th</sup> International Symposium on the Jurassic System, September 12-22 2002, Palermo. Abstracts and program. P. 81-82.
421. *Gulyaev D.B., Rogov M.A., Kiselev D.N.* (2010) Nomenclature problems of ammonite biohorizons (faunal horizons) in Jurassic and Cretaceous stratigraphy // *Earth Science Frontiers.* V. 17, Special Issue. P. 91-93.
422. *Hahn W., Koerner U., Malz H.* (1971) Die Aufsplüsse imn oberen Dogger (Bathonium-Callovium) im Albstollen der Bodenseewasserversorgung unter der Zollernalb (SW-Deutschland) // *Jh. geol. Landesamt. Baden-Württemberg.* V. 13. P. 123-144.
423. *Hallam A.* (1988) A re-evaluation of Jurassic eustasy in the light of new data and the revised Exxon curve. In: Wilgus, C.K., Hastings, B.S., Kendall, C.G.St.C., Posamatir, H.W.,

- Ron, C.A., van Wagner, J.C. (Eds.), *Sea-Level Changes. An Integrated Approach*. SEPM Special Publication. V. 42. P. 261-73.
424. *Hallam, A.* (2001) A review of the broad pattern of Jurassic sea-level changes and their possible causes in the light of current knowledge // *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*. V. 167. P. 23–37.
425. *Hall R.L.* (1984) Lithostratigraphy and biostratigraphy of the Fernie Formation (Jurassic) in the southern Canadian Rocky Mountains. In: *The Mesozoic of Middle North America* // Canadian Society of Petroleum Geologist, Memoir 9. P. 233-248.
426. *Hall R.L.* (1988) Ammonite faunas of the Fernie formation, Southern Canadian Rocky Mountains. 2-nd International Symposium on Jurassic Stratigraphy Lisboa, 1988. P. 1067-1080.
427. *Hall R.L., Poulton T.P.* (2012) Callovian (Middle Jurassic) ammonite faunas from the Bowser Lake Group, Northern Bowser Basin, British Columbia // *Revue de Paléobiologie*, Genève. V. spéc. 11. P. 379-397.
428. *Hammer Ø., Bucher H.* (2006) Generalized ammonoid hydrostatics modelling, with application to *Intornites* and intraspecific variation in *Amaltheus* // *Paleontol Res.* V. 10. P. 91–96.
429. *Haug E.* (1898) Études sur les goniatites // *Mém. Soc. Geol. France, Paléont.* V. 7(4). Mém. 18. P. 1–112.
430. *Hollingworth N.T.J., Wignall P.B.* (1992) The Callovian-Oxfordian boundary in Oxfordshire and Wiltshire based on two new temporary sections // *Proceedings of the Geologists' Association*. V. 103, no. 1. P. 15-30.
431. *Howarth M.K.* (2013) Psiloceratoidea, Eodoceratoidea, Hildoceratoidea // *Treatise Online*. N 57: Part L, Revised, V. 3B, Chapter 4. P. 1-139.
432. *Howarth M.K.* (2017) Systematic Description of the Stephanoceratoidea and Spiroceratoidea // *Treatise Online*. N 84: Part L, Revised, V. 3B, Chapter 6. P. 1-101.
433. *Haq B. U.* (2017) Jurassic Sea-Level Variations: A Reappraisal // *GSA Today*, no. 1, doi: 10.1130/GSATG359A.1.
434. *Hyatt A.* (1877) Genetic Relations of *Stephanoceras*. *Proceedings of the Boston Society of Natural History*. V. 18. P. 360-400.
435. *Hyatt A.* (1900) Cephalopodes. In Zittel K.A. *Textbook of palaeontology*. V. 1. Translated and edited by C.R. Eastman. L.-N.Y.: Macmillan & Co, Ltd. P. 502-604.
436. *ICZN* (International Commission on Zoological Nomenclature), 1955 - Opinion 324. Addition to the Official List of Generic Names in Zoology of the names of twenty-one nominal genera of Ammonites (Class Cephalopoda, Order Ammonoidea) and matters incidental thereto.

Opinions and Declarations Rendered by The International Commission on Zoological Nomenclature, 9, 15. P. 227–250.

437. *Imlay R. W.* (1948) Characteristic marine Jurassic fossils from the western interior of the United States // *U.S. Geol. Survey Prof. Paper.* N 214-B. P. 13-33.

438. *Imlay R. W.* (1953a) Callovian (Jurassic) ammonites from the United States and Alaska, Part 1. Western Interior United States // *U.S. Geol. Survey Prof. Paper.* N 249-A, p. 1-39,

439. *Imlay R.W.* (1953b) Callovian (Jurassic) ammonites from the United States and Alaska. Pt. 2. Alaska Peninsula and Cook Inlet regions // *U.S. Geol. Survey Prof. Paper.* N 249-B. P. 41-108.

440. *Imlay R.W.* (1961) Late Jurassic Ammonites From the Western Sierra Nevada, California // *U.S. Geol. Survey Prof. Paper.* N 374-D. 30 p.

441. *Imlay R.W.* (1962) Jurassic (Bathonian) or Early Callovian Ammonites From Alaska and Montana // *U.S. Geol. Survey Prof. Paper.* N 374-C. 32 p.

442. *Imlay R.W.* (1975) Stratigraphic Distribution and Zonation of Jurassic (Callovian) Ammonites in Southern Alaska // *U.S. Geol. Survey Prof. Paper.* N 836. 27 p.

443. *Imlay R.W.* (1980) Middle Jurassic (Bathonian) Ammonites from Southern Alaska // *U.S. Geol. Survey Prof. Paper.* V. 1091. P. 1-42.

444. *Jardat R.* (2010) L'évolution des peuplements d'ammonites au cours de l'Oxfordien inférieur (Zone à Mariae et Zone à Cordatum) du Jura (Est de la France) // *Carnets de Geologie / Notebooks on Geology.* V. 07. P. 1-15.

445. *Jeannet A.* (1951) Stratigraphie und Paleontologie des oolithischen Eisenerzlagers von Herznach und seiner Umgebung. Teil 1. Beiträge zur Geologie der Schweiz. Geotechnische Serie, XIII. V. 5. P. 1-240.

446. *Judkins H., Vecchione M., Cook A., Sutton T.* (2017) Diversity of midwater cephalopods in the northern Gulf of Mexico: comparison of two collecting methods // *Marine Biodiversity.* V. 47. P. 647–657.

447. *Karitzky A.* (1886) Der paläontologische Charakter der Jura-Ablagerungen der Umgegend von Traktomirow und Grigorowka im Gouvernement Kiew // *Neues Jahrbuch für Mineralogie, Geologie und Palaentologie.* Bd. I. S. 195-204.

448. *Karitzky A.* (1887) Ueber die verticale Vertheilung der Ammonitiden im Kiewer Jura // *Neues Jahrbuch für Mineralogie, Geologie und Palaentologie.* Bd. II. S. 57-63.

449. *Keupp H., Mitta V.V.* (2004) Septenbildung bei Quenstedtoceras (Ammonoidea) von Saratov (Russland) unter anomalen Kammerdruckbedingungen. Mitteilungen aus dem Geologisch-Paläontologischen Institut de Universität Hamburg. V. 88. P. 51-62.

450. Keupp H., Mitta V.V. (2013) Cephalopod jaws from the Middle Jurassic of central Russia // *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie*. V. 270(1). P. 23-5
451. Keyserling A. (1846) Wissenschaftliche Beobachtungen auf einer Reise in der Pechora Land im Jahre 1843. St. Petersburg. 465 p.
452. Kiselev D.N. (2002) About a direct correlation possibility of the callovian between the boreal and subboreal provinces by *Cardioceratidae* // in: Martire L. (ed.). 6<sup>th</sup> International Symposium on the Jurassic System, September 12-22 2002, Palermo. Abstracts and program. P. 81-82.
453. Kiselev D.N., Rogov M.A. (2004) Preliminary report on the Callovian/Oxfordian boundary in the Central Russia. In: 32nd International Geological Congress, electronic version posted on-line on July 20, 2004, Abs., pt. 1, abs. 177-19. P. 824.
454. Kiselev D.N., Rogov, M. A., Guzhikov A. M., Pimenov M. N., Tesakova E.P, Dzyuba O.S. (2006) Dubki (Saratov region, Russia), the reference section for the Callovian/Oxfordian boundary // Abstracts of Talks and Posters presented during the 7th International Congress on the Jurassic System September 6-18, 2006, Krakow, Poland. P.178-180.
455. 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.
456. 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.
457. 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.
458. Klug C. (2001) Life-cycles of Emsian and Eifelian ammonoids (Devonian) // *Lethaia*. 34. P. 215–233.
459. Klug C., Korn D., Landman N.H., Tanabe K., De Baets K., Bert D., Naglik C. (2015) Describing ammonoid Conchs / Ammonoid Paleobiology: From Anatomy to Ecology. Topics in Geobiology, V. 43. Springer US. P. 3-24.
460. Klug C., Korn D. (2004) The origin of ammonoid locomotion // *Acta Palaeont. Pol.*. 49. P. 235–242.
461. Kopik J. & Wierzbowski A. (1988) Ammonites and Stratigraphy of the Bathonian and Callovian at Janusfjellet and Wimanfjellet, Sassenfjorden, Spitsbergen // *Acta Palaeontologica Polonica*. V. 33 (2). P. 145-168.

462. Krishna J., Thierry J. (1987) Discovery of the genus *Erymnoceras* from the Middle Callovian of Kachchh, Western India: Paleontological, stratigraphical and paleobiogeographical implications // *Newsletters on Stratigraphy*. V. 17, no. 2. P. 71-78.
463. Kröger B. (2002) On the ability of withdrawing of some Jurassic ammonoids // *Abh. Geol.*. B-A. V. 57. P. 199–204
464. Kuhn O. (1938) Die Ammoniten des frankischen Calloviums // *Nova Acta Leopoldina*. N.F. Bd. 6. No. 43. S. 451-533.
465. Kulicki C. (1974) Remarks on the embryogeny and postembryonal development of ammonites // *Acta Palaeontologica Polonica*. V. 19, no. 2. P. 201-224.
466. Landman N.H. (1987) Ontogeny of Upper Cretaceous (Turonian-Santonian) scaphitid ammonites from the western interior of North America: systematics, developmental patterns, and life history // *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.*. V. 185. P. 117–241.
467. Landman N.H, Waage K.M. (1993) Scaphitid ammonites of the Upper Cretaceous (Maastrichtian) Fox Hills formation in South Dakota and Wyoming // *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.*. V. 215. P. 1–257.
468. Lange W. (1973) Ammoniten und Ostreen (Biostratigraphie, Ökologie, Zoogeographie) des Callovium/Oxfordium grenzbereichs im Wiehengebirge // *Münstersche Forschungen zur Geologie und Paläontologie*. V. 27. P. 1-209.
469. Leckenby J. (1859) On the Kalloway rock of the Yorkshire Coast // *The quarterly journal of the Geological Society of London*. V. 15, no. 1. P. 4-15.
470. Lemoine E. (1932) Essai sur l'évolution du Genre *Hecticoceras* dans le Callovien de la Chaîne du Mont-du-Chat. Deux nouvelles espèces d'*Horioceras* // *Travaux du Laboratoire de Géologie de la Faculté des. Sciences de Lyon*, XIX. V. 16. P. 1-527.
471. Lukeneder A. (2015) Ammonoid Habitats and Life History / Ammonoid Paleobiology: From Anatomy to Ecology. *Topics in Geobiology*, V. 43. Springer US. P. 689-791.
472. Maire V. (1932) Étude sur les espèces d'ammonites de l'Oxfordien inférieur de France-Comté appartenant aux genres *Perisphinctes*, *Aspidoceras*, *Peltoceras* // *Bulletin de la Société Géologique de France*. S. 5, t. 2, v.1. P. 21-51.
473. Maire V. (1937) Contribution à la connaissance des Cardioceratidés. Etude sur les espèces des genres *Pseudocadoceras*, *Quenstedtoceras* et *Cardioceras* de Franche-Comté et de Bourgogne // *Mémoires de la Société géologique de France*, Nouvelle Série. V. 34. P. 5-134.
474. Maire V. (1938) Sur quelques especes oxfordiennes rares ou nouvelles // *Mém. Soc. Géol. France*. V. 8/1-2, 5. P. 43-61.
475. Makowski H. (1962) Problem of sexual dimorphism in ammonites // *Palaeontologia Polonica*. V. 12. P. 1-92.

476. *Mangold C.* (1967) Le Callovien du Jura meridional // La succession des faunes dans le Callovien francais. *In: Ileme Colloque international du Jurassique*. Luxemburg. P. 37-44.
477. *Mangold C.* (1970) Les Perisphinctidae (Ammonitina) du Jura meridional au Bathonien et au Callovien. Documents des Laboratoires de géologie de la Faculté des sciences de Lyon. V. 41. P. 1-246.
478. *Mangold C.* (1971) Stratigraphie des Etages Bathonien et Callovien du Jura meridional. Fascicule 2. Thèse Université, Inédit. Lyon. 369 p.
479. *Massen V.* (1904) On Jurassic fossils from East-Greenland // *Meddelelser om Grønland*. V. 29. P. 157-211.
480. *Marchand D.* (1977) Quelques precisions sur le polymorphisme dans la famille des Cardioceratidae Douville (Ammonoidea) // *Haliotis*. V. 6. P. 119-140.
481. *Marchand D.* (1979) Un nouvel horizon paléontologique: l'horizon à Paucicostatum (Oxfordien inférieur, zone à Mariae, base de la sous-zone à Scarbursense) // *C. R. Soc. Géol. France*. 3. P. 122-124.
482. *Marchand D.* (1984) Découverte de l'horizon à Paucicostatum (Oxfordien inférieur, zone à Mariae, sous-zone à Scarbursense) dans les environs de Fabrègues (Sète à 1/50000). Conséquences paléogéographiques et paléobiogéographiques // *Bull. sci. Bourg*. V. 37(2). P. 61-69
483. *Marchand D.* (1986) L'évolution des Cardioceratinae d'Europe occidentale dans leur contexte paléobiogéographique (Callovien supérieur – Oxfordien moyen). Thèse Univ. de Bourgogne. Dijon. 601 pp. [unpubl.]
484. *Marchand D., Dommergues J.L.* (1988) Rythmes évolutifs et hétérochronies du developpement: Exemples pris parmi les Ammonites Jurassiques. (Evolutionary Tempos and Ontogenetic Heterochronies: Examples in Jurassic Ammonites). *In: Wiedmann J., Kullmann J.* (Eds.) Cephalopods - Present and Past, Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung, Stuttgart. P. 67-78.
485. *Matyja B.A.* (1986) Developmental polymorphism in Oxfordian ammonites // *Acta geologica Polonica*. V. 36. P. 37-68.
486. *Matyja B.A.* (1994) Developmental polymorphism in the Oxfordian ammonite subfamily Peltoceratinae // *Paleopelagos Special Publication*. V. 1. P. 277-286.
487. *McKinney M.L.* (1984) Allometry and heterochrony in an Eocene echinoid lineage: morphological change as a by-product of size selection // *Paleobiology*. V. 10. P. 407-419.
488. *McKinney M.L., McNamara K.J.* (1991) Heterochrony: the evolution of ontogeny. New York: Plenum Press. 437 p.

489. *McNamara K.J.* (1986) A guide to the nomenclature of heterochrony // *Journal of Paleontology*. V. 60, No.1. P. 4–13.
490. *McNamara K.J.* (2012) Heterochrony: the Evolution of Development // *Evo Edu Outreach*. No. 5. P. 203–218.
491. *Meek F. B.* (1859) Remarks on the Cretaceous fossils collected by Professor Henry Y. Hind, on the Assiniboine and Saskatchewan Exploring Expedition, with descriptions of some new species; Northwest Territory. Repts. Prog.; together with a preliminary and general report on the Assiniboine and Saskatchewan Exploring Expedition, by Henry Youle Hind. Toronto. P. 182-185.
492. *Mignot Y.* Un probleme de paleobiologie chez les ammonoides (Cephalopoda): croissance et miniaturisation en liaison avec les environnements. PhD thesis, unpublished. 1992. 98 p.
493. *Mitta V.V.* (1999) The genus *Cadochamousetia* in the phylogeny of the Jurassic Cardioceratidae (Ammonoidea) // in: Olóriz F.&Rodriguez-Tovar F.J. (Eds.): *Advancing Research on Living and Fossil Cephalopods: Development and Evolution: Form, Construction, and Function: Taphonomy, Palaeoecology, Palaeobiogeography, Biostratigraphy, and Basin Analysis*. N.-Y.: Kluwer Academic/Plenum Publishers. P. 125-136.
494. *Mitta V.V.* (2005) Late Bathonian Cardioceratidae (Ammonoidea) from the Middle Reaches of the Volga River // *Paleontological Journ.* V. 39. Suppl. 5. P. 629-644.
495. *Mitta V., Kostyleva V., Dzyuba O., Glinskikh L., Shurygin B., Seltzer V., Ivanov A., Urman O.* (2014) Biostratigraphy and sedimentary settings of the Upper Bajocian-Lower Bathonian in the vicinity of Saratov (Central Russia) // *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie-Abhandlungen*. V. 271, no. 1. P. 95-121.
496. *Mitta V., Glinskikh L., Kostyleva V., Dzyuba O., Shurygin B., Nikitenko B.* (2015) Biostratigraphy and sedimentary settings of the Bajocian-Bathonian beds of the Izhma River basin (European North of Russia) // *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie-Abhandlungen*. B. 277, H. 3. P. 307–335.
497. *Mitta, V.V., Dietl, G., Callomon J.H., Schweigert, G. & Dietze, V.* (2015) The ammonite genus *Cadoceras* (Cardioceratidae) in the Lower Callovian (Middler Jurassic) of the Swabian Alb and the Wutach area (Southern Germany) // *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen*. B. 278. H. 3. P. 303-321.
498. *Monks N, Young J.R.* (1998) Body position and the functional morphology of Cretaceous heteromorphy ammonites // *Palaeontol Electronica* 1.1.1A.
499. *Mönnig E.* (1989) Stratigraphie und Fazies des Galloviums im Raum Porta-Hannover-Hildesheim. Clausthaler Geowissenschaftliche Dissertationen 37. P. 1–183.



500. *Mönnig E.* (1993) Die Ornatenton-Formation in Nordwestdeutschland. Eine stratigraphische Revision // *Newsletters on Stratigraphy*. V. 28, no. 2/3. P. 131-150.
501. *Mönnig E.* (1995) Der Macrocephalen-Oolith von Hildesheim // *Mitteilungen des Roemer-Museums Hildesheim, neue Folge*, 5. P. 1-77.
502. *Mönnig E.* (2010) On the Systematic of the Ammonite genus *Kepplerites* and its occurrence in the Koenigi Zone (Callovian, Middle Jurassic) of Central Europe and England // *Earth Science Frontiers*. V. 17, Special Issue. P. 117–119.
503. *Mönnig E., Dietl G.* (2017) The systematics of the ammonite genus *Kepplerites* (Upper Bathonian and basal Callovian, Middle Jurassic) and the proposed basal boundary stratotype (GSSP) of the Callovian Stage // *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen*. B. 286. H. 3. P. 235–287.
504. *Mönnig E.* (2017) The evolution of Oppel's 'Macrocephalusbett' (Callovian, Middle Jurassic) // *Lethaia*. V. 50, Iss. 3. Special Issue. P. 356-368.
505. *Mönnig E., Franz M., Schweigert G.* (2018) Der Jura in der Stratigraphischen Tabelle von Deutschland (STD 2016) // *Zeitschrift der Deutschen Gesellschaft für Geowissenschaften*. B. 169. H. 2. P. 225–246.
506. *Morley-Davies A.* (1916) The zones of the Oxford and Ampthill Clays in Buckinghamshire and Bedfordshire // *Geological Magazine*. V. 6, no. 3. 395 p.
507. *Müller S. WM.* (1941) Standard of the Jurassic System // *GSA Bulletin*. V. 52, no. 9. P. 1427–1444.
508. *Müller R. D., Zahirovic S., Williams S. E., Cannon J., Seton M., Bower D. J., Tetley M. G., Heine C., Le Breton E., Liu S., Russell S. H. J., Yang T., Leonard J., and Gurnis M.* (2019) A global plate model including lithospheric deformation along major rifts and orogens since the Triassic // *Tectonics*. V. 38, Iss. 6. P. 1884-1907.
509. *Murphy M.A., Salvador A.* (1999) International Stratigraphic Guide - An abridged version // *Episodes*. V. 22, no. 4. P. 255-271.
510. *Navarro N., Neige P., Marchand D.* (2005) Faunal invasions as a source of morphological constraints and innovations? The diversification of the early Cardioceratidae (Ammonoidea; Middle Jurassic) // *Paleobiology*. V. 31, no. 1. P. 98–116.
511. *Neaverson E.* (1925) The Zones of the Oxford Clay near Peterborough // *Proceedings of the Geologists' Association*. V. 36. P. 27-35.
512. *Neumayr M.* (1871) Jurastudien. 3. Die Phylloceraten des Dogger und Malm // *Jahrbuch der Kaiserlich Königlich Geologischen Reichsanstalt*. Bd. XXI. Hft. III. S. 297-354.
513. *Neumayr M.* (1876) Die Ornatenthone von Tschulkowo und des stelling des Russischen Jura // *Geognostische-paläontologische Beiträge*. V. II. P. 321-368.

514. *Newton E., Teall J.* (1897) Notes on a collection of Rocks and Fossils from Franz-Josef Land // *Quart. Geol. Soc. London*. V. 53. 95 p.
515. *Niederhöfer H.-J., Dietl G.* (2014) Zur Stratigraphie und Ammonitenfauna des Ornatenuoliths (Ornatenton-Formation, Callovium) in der südwestlichen Schwäbischen Alb // *Jahreshefte der Gesellschaft für Naturkunde in Württemberg*. B. 170, h. 1. S. 245–272.
516. *Nikishin A.M., Petrov E.I., Cloetingh S., et al.* (2019) Geological structure and history of the Arctic Ocean based on new geophysical data: Implications for paleoenvironment and paleoclimate. Part 2. Mesozoic to Cenozoic geological evolution // *Earth-Science Reviews*, <https://doi.org/10.1016/j.earscirev.2019.103034>
517. *Nikitin S.N.* (1885) Der Jura der umgegend von Elatma. 2 Lief. Nouveaux Mémoires de la Société Impériale des Naturalistes de Moscou. V. XV, no. 2. P. 42-67.
518. *Nokleberg W.J., Parfenov L.M., Monger J.W.H., Norton I.O., Khanchuk A.I., Stone D.B., Scotese C.R., Scholl D.W., and Fujita K.* (2001) Phanerozoic Tectonic Evolution of the Circum-North Pacific. USGS Professional Paper, 1626. 122 p.
519. *Norris M.S., Hallam A.* (1995) Facies variations across the Middle--Upper Jurassic boundary in Western Europe and the relationship to sea-level changes // *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*. V. 116. P. 189-245.
520. *Okamoto T.* (1996) Theoretical modeling of ammonoid morphology / Landman NH, Tanabe K, Davis RA (eds) Ammonoid Paleobiology. Topics in Geobiology, 13. Plenum, New York.. P. 225-251.
521. *Oppel A.* (1862-1863). Über jurassische Cephalopoden // *Paläont. Mitt. Mus. klg. Bayer. Staat*. Bd.1. S. 127-266.
522. *Oppel A.* (1856-1858) Die Juraformation Englands, Frankreichs und des südwestlichen Deutschlands // *Jahreshefte des Vereins für vaterländische Naturkunde in Württemberg*. Bd.12-14. 857 s.
523. *d'Orbigny A.* (1842-1851) Paleontologie française. Terrains jurassiques. I. Céphalopodes. Paris: Masson. 642 p.
524. *d'Orbigny A.* (1845) Mollusques. Systeme Jurassique (Etage Oxfordien). Terrain secondaire. In.: Murchison, Vemeuil, Keyserling. Geologie de la Russie de l'Oural, V. II. Paleontologie. P. 419-511.
525. *d'Orbigny A.* (1852) Cours elementaire de paleontologie et de geologie stratigraphiques. Paris. V. II. 231 p.
526. *Page K.N.* (1988) The stratigraphy and ammonites of the British Lower Callovian. Thesis unpublished. 463 p.

- Page K.N. (1989) A stratigraphical revision for the English Lower Callovian // Proceedings of the Geologists' Association. V. 100, no. 3. P. 363-382.
527. Page K.N. (1991) Ammonites. In: Martill D.M., Hudson J.D. Fossil of the Oxford Clay // Palaeontological Association. London. P. 87-143.
528. Page K.N. (1994) A review of the suitability of key British Callovian-Oxfordian and Oxfordian Kimmeridgian sites as Global Stratotype sections and Points (GSSPs) for stage boundaries (Abstract). In F. Atrops (Ed.), Guide book and abstracts, 4th Oxfordian and Kimmeridgian Working Groups Meeting, Lyon, France, June Lyon. P. 15-16.
529. Page K.N. (1995) Biohorizons and zonules: infra-subzonal units in Jurassic ammonite stratigraphy // *Palaeontology*. V. 38. Pt. 4. P. 801-814.
530. Page K.N. (2004) The Callovian-Oxfordian boundary in Britain: a review of key sections and their correlation with the proposed global stratotype section and point for the Oxfordian in Haute Provence, France // *Rivista Italiana di Paleontologia e Stratigrafia*. V. 110, no. 1. P. 201-208.
531. Page K.N., Melendez G., Wright J.K. (2009a) The ammonite faunas of the Callovian-Oxfordian boundary interval in Europe and their relevance to the establishment of an Oxfordian GSSP // *Volumina Jurassica*. V. VII, no. 1. P. 89-99.
532. Page K.N., Melendez G., Hart M. B., Price G. D., Wright J.K., Bown P., Bello J. (2009b) Integrated stratigraphical study of the candidate Oxfordian Global Stratotype Section and Point (GSSP) at Redcliff Point, Weymouth, Dorset, UK // *Volumina Jurassica*. V. VII, no. 1. P. 101-111.
533. Pakuckas Č. (1932) Die Ammoniten - Fauna des Oxford und Kelloway von Papilé // Mémoire de la Faculte des Sciences de l'Universite de Vytautas le Grand, Section de Géologie. V. VI. P. 3-87.
534. Palframan D.F.B. (1969) Taxonomy of sexual dimorphism in ammonites: morphogenetic evidence in *Hecticoceras brightii* (Pratt) // *International Union of Geological Sciences*. Ser. A. no.1. P. 126-154.
535. Parent H., Scherzinger A., Schweigert G. (2008) Sexual phenomena in Late Jurassic Aspidoceratidae. Dimorphic correspondence between *Physodoceras hermanni* (Berckhemer) and *Sutneria subeumela* Schneid, and first record of possible hermaphroditism // *Palaeodiversity*. No 1. P. 181-187.
536. Parona C. F., Bonarelli G. (1897) Sur la faune du Callovien inf. (Chanasien) de Savoie // *Mem. Acad. Sci. Belles-Lettres et Arts Savoie*. V. 4, no. 6. P. 35.
537. Pavlow A., Lamplugh G. (1892) Argiles de Speeton et leurs équivalents // *Bull. Soc. Natur. Moscou*. No. 3-4. 212 p.

538. *Pellenard P., Fortwengler D., Marchand D., Thierry J., Bartolini A., Boulila S., Collin P., Enay R., Galbrun B., Gardin S., Huault V., Huret E., Martinez M., Chateau-Smith C.* (2014) Integrated stratigraphy of the Oxfordian global stratotype section and point (GSSP) candidate in the Subalpine Basin (SE France) // *Volumina Jurassica*. V. XII, no. 1. P. 1–44.
539. *Phelps M.C.* (1985) A refined ammonite biostratigraphy for the Middle and Upper Carixian (Ibex and Davoei Zones, Lower Jurassic) in North-West Europe and stratigraphic details of the Carixian-Domerian boundary // *Geobios*. No.18, fasc. 3. P. 321-362.
540. *Phillips J.* (1829) Illustrations of the geology of Yorkshire; or, A description of the strata and organic remains of the Yorkshire coast: accompanied by a geological map, sections, and plates of the fossil plants and animals. Second edition, 1835. Thomas Wilson, York and London. 192 p.
541. *Pompeckj J.F.* (1893-1896) Beiträge zu einer Revision der Ammoniten des schwäbischen Jura. Lieferung II. (IV. *Lytoceras*. V. *Ectocentrites*). Stuttgart. P. 96-178.
542. *Pompeckj J. F.* (1894) Über Ammonoideen mit “anormaler wohnkammer” // *J. Ver. Waterl. Naturk. Württ.* 49. S. 220–290.
543. *Pompeckj J. F.* (1899) Marines Mesozoicum von König-Karls-Land. (Vorläufiger Bericht). Öfversigt af Kongl. Vetenskaps-akademiens forhandlingar, 5. P. 499-464.
544. *Pompeckj J.* (1900) Jura-Fossilien aus Alaska // *Verhandlungen der Kaiserlichen Russischen Mineralogischen Gesellschaft zu St. Petenbourg*. Zweite Serie, XXXVIII, 1. P. 239-278.
545. *Pompeckj J.* (1898-1900) Jurassic fauna of Cape Flora. The Norwegian North Polar Expedition 1893-1894. - Scientific results. V. 1. Christiana. 95 p.
546. *Poulton, T.P.* (1987) Zonation and correlation of middle Bathonian to lower Callovian (Jurassic) ammonites, Salmon Cache Canyon, Porcupine river, northern Yukon // *Geol. Surv. Can. Bull.* 358. 155 p.
547. *Poulton, T.P., Hall, R.L.* (1993) Western interior Canada. In: Westermann, G.E.G. (Ed.), *The Jurassic of the Circum-Pacific*. Cambridge University Press. P. 38–44.
548. *Poulton, T.P., Hall, R.L., Tipper, H.W., Cameron, B.E.B., Carter, E.S.* (1991) Current Status of Middle Jurassic Biostratigraphy of the Queen Charlotte Islands, British Columbia // *Geological Survey of Canada Paper*, 90-10. P. 237–252.
549. *Poulton, T.P., Detterman, R.L., Hall, R.L., Jones, D.L., Peterson, J.A., Smith, P., Taylor, D.G., Tipper, H.W., Westermann, G.E.G.* (1993) Western Canada and United States. In: *The Jurassic of the Circum-Pacific*. Cambridge University Press. P. 29–92.

550. Poulton, T.P., Hall, R.L., & Callomon J.H. (1994) Ammonite and Bivalve assemblages in Bathonian through Oxfordian strata of Northern Bowser Basin, Northwestern British Columbia, Canada // *Geobios*, M.S. V. 17. P. 415-421.
551. Poulton, T.P., Hall, R.L. (2019) Probable Early Callovian ammonite horizons from northwestern British Columbia, Canada // *Journal of South American Earth Sciences*. V. 95. 102214. P. 1-15.
552. Ramajo J., Aurell M. (2008) Long-term Callovian-Oxfordian sea-level changes and sedimentation in the Iberian carbonate platform (Jurassic, Spain): possible eustatic implications // *Basin Research*. V. 20. P. 163–184.
553. Rawson, P.F. (1982) New Arctocephalitinae (Ammonoidea) from the Middle Jurassic of Kong Karls Land, Svalbard // *Geological Magazine*. V. 119. P. 95-100.
554. Reeside, J. B., Jr., (1919) Some American Jurassic ammonites of the genera *Quenstedticeras*, *Cardioceras*, and *Amoeboceras*, family *Cardioceratidae* // *U.S. Geological Survey Professional Paper*. V. 118. 64 p.
555. Reinecke J. C. M. (1818) *Maris protogaei Nautilus et Argonautas vulgo Cornua Ammonis in Agro Coburgico et vicino reperiundos*. Coburg. 90 S.
556. Rogov M., Zakharov V., Kiselev D. (2009) Molluscan immigrations via biogeographical ecotone of the Middle Russian Sea during the Jurassic // *Volumina Jurassica*. V. VI. P. 143–152.
557. Rogov M., Zakharov V. (2014) Russian GSSP Candidate Sections for the Jurassic System // STRATI 2013. First International Congress on Stratigraphy. At the Cutting Edge of Stratigraphy. Springer Geology, P. 277-281.
558. Rollier L. (1922) Phylogeny des ammonoïdes // *Eclogae geological Helvetiae*. V. XVII, no. 3. P. 358-360.
559. Quenstedt F.A. (1858) *Der Jura*. Tübingen: Verlag der Laupp'tchen Buchhandlung. 842 S.
560. Quenstedt F.A. (1886-1887) *Die Ammoniten des Schwäbischen Jura*. Band II. *Der Braune Jura*. Stuttgart: Schweizerbart. S. 441-815.
561. Quereilhac Ph., Marchand D., Jardat R., Bonnot A., Fortwengler D., Courville Ph. (2009) La faune ammonitique des marnes à fossiles ferrugineux de la région de Niort, France (Oxfordien inférieur, Zone à Cordatum, Sous-Zone à Cordatum) // *Notebooks on Geology*, Brest, Article 05. P. 1-21.
562. Sachs W.N. (1962) Über die Anwendungsmöglichkeit der allgemeinen Juragliederung auf die Juraablagerungen Sibiriens // *Colloque du Jurassique*, Luxembourg, 1962. C. R. et Mém. Inst. grandducal, Sect. Sci. Nat., Phys. et Math. Luxembourg. P. 763-781.

563. *Sahagian D., Pinous O., Olferiev A., Zakharov V.* (1996) Eustatic curve for the Middle Jurassic-Cretaceous based on Russian platform and Siberian stratigraphy: zonal resolution // *Bull. A.A.P.G.* V.80. P.1433-1458.
564. *Salfeld H., Frebold H.* (1924) Jura- und Kreidefossilien von Nowaja Semlja // Reports of the Scientific Results of the Norwegian Expedition to Novaya Zemlya. 1921. No. 23. 12 S.
565. *Sasonov N.T.* (1962) Stratigraphie des dépôts jurassiques de la Plate-forme Russe // Colloque du Jurassique, Luxembourg, 1962. C. R. et Mém. Inst. grandducal, Sect. Sci. Nat., Phys. et Math. Luxembourg. P. 787-805.
566. *Saunders W.B, Shapiro E.A.* (1986) Calculation and simulation of ammonoid hydrostatics // *Paleobiology*. 12. P. 64–79
567. *Schmidt H.* (1926) Neotenie und beschleunigte Entwicklung bei Ammoneen // *Palaeontologische Zeitschrift*. V. 7, Iss. 1. P. 197–205.
568. *Schairer G.* (1990) Einige Ammoniten aus dem „Orbis-Oolith“ (Oberbathon, Mittlerer Jura) von Sengenthal. Mitteilungen der Bayerischen Staatssammlung für Paläontologie und Historische Geologie. H. 30. P. 15-26.
569. *Schindewolf O.* (1925) Entwurf einer Systematik der Perisphincten // Neues Jahrbuch für Mineralogie, Geologie und Paläontologie, LII. Beilage-Band. Abteilung B. Geologie und Paläontologie. Abt. B. S. 309-343.
570. *Schindewolf O.* (1965) Studien zur Stammesgeschichte der Ammoniten. Lief. IV // Akademie der Wissenschaften und der Literatur, Abhandlungen der mathematisch-naturwissenschaftlichen Klasse. Nr. 6. S. 409(139)-508(238).
571. *Scotese C.R.* (2014) Atlas of Jurassic Paleogeographic Maps, PALEOMAP Atlas for ArcGIS, V. 4, The Jurassic and Triassic, Maps 32-42, Mollweide Projection, PALEOMAP Project, Evanston, IL.
572. *Seton M., Müller R.D., Zahirovic S., Gaina C., Torsvik T., Shephard G., Talsma A., Gurnis M., Turner M., Chandler M.* (2012), Global continental and ocean basin reconstructions since 200 Ma // *Earth-Science Reviews*. V. 113, no. 3-4. P. 212-270.
573. *Sey I.I., Repin Y.S., Kalacheva E.D., Okuneva T.M., Paraketsov K.V., Polubotko I.V.* (1993) Eastern Russia. In: The Jurassic of the Circum-Pacific. Cambridge University Press. P. 225-246.
574. *Siemiradzki J.* (1891) Fauna kopalna warstw oxfordzkich i kimerydzkich w okręgu krakowskim i przyległych częściach Królestwa Polskiego. Cz. 1, Głównogi. Kraków: Akad. Umiejętności. 2. 92 s.
575. *Siemiradzki J.* (1894) Neue Beiträge zur Kenntniss der Ammoniten-Fauna der polnischen Eisenoolithe // *Zeitschrift der Deutschen Geologischen Gesellschaft*. B. 46, H. 3. P. 501 - 536.

576. *Siemiradzki J.* (1899) Monographische Beschreibung der Ammoniten-Gattung *Perisphinctes* // *Palaeontographica*. V. 46. P. 352.
577. *Sinzow I.F.* (1899) Notizen über die Jura-, Kreide- und Neogen-Ablagerungen der Gouvernements Saratow, Simbirsk, Samara und Orenburg // *Odessa Universitet Zapiski*. V. 77. P. 1-106.
578. *Smith P. L.* (1983) The Pliensbachian ammonite *Dayiceras dayiceroides* and Early Jurassic paleogeography // *Canadian Journal of Earth Sciences*. V. 20. P. 86-91.
579. *Smith D.G., Harland W.B., Hughes N.F., Pickton C.A.G.* (1976) The geology of Kong Karls Land, Svalbard // *Geological Magazine*. V. 113. no. 3. P. 193-232.
580. *Sowerby J.* (1812-1846) The mineral conchology of Great Britain. 7 vols. London.
581. *Spath L.F.* (1924) On the Blake collection of ammonites from Kachh, India // *Paleontologia Indica*. N.S. V. IX. Mem. N1. Calcutta. 29 p.
582. *Spath L.F.S.* (1928a) Revision of the Jurassic Cephalopod Fauna of Kachh (Kutch). Pt. II // *Palaeontologia Indica*, new series IX(2). P. 73-161.
583. *Spath L.F.S.* (1928b) Revision of the Jurassic Cephalopod Fauna of Kachh (Kutch). Pt. III // *Palaeontologia Indica*, new series IX(2). P. 73-161.
584. *Spath L.F.S.* (1931) Revision of the Jurassic Cephalopod fauna of the Kachh (Cutch). Pt. IV // *Palaeontologia Indica*, new series IX(2). P. 279-550.
585. *Spath L.F.S.* (1932) The invertebrate faunas of the Bathonian-Callovian deposits of Jameson Land (East Greenland) // *Meddelelser om Grønland*. V.87, 7. P. 1-158.
586. *Spath L.F.* (1933) Revision of the Jurassic Cephalopod fauna of Kachh (Cutch). Pt. VI. // *Mem. Geol. Surv. India. Palaeontologia Indica*. N. S. V. IX. Mem. 2. P. 659-945.
587. *Spath L.F.S.* (1939) The ammonite zones of the Upper Oxford Clay of Warboys, Huntingdonshire // *Bull. Geol. Surv. G. B.*, 1. London. P. 82-98.
588. *Suess E.* (1865) Über Ammoniten. Sitzungsber kaiserl Akad Wiss. Wien. 52. P. 3–19.
589. *Surlyk F., Callomon J.H., Bromley R.G., Birkelund T.* (1973) Stratigraphy of the Jurassic-Lower Cretaceous sediments of Jameson Land and Scoresby Land, East Greenland // *Grønl. Geol. Unders. Bull.* no.105. 76 p.
590. *Sykes M.* The stratigraphy of the Callovian and Oxfordian stages (Middle-Upper Jurassic) in northern Scotland // *Scott. J. Geol.* 1975. V. II, N.1, P. 51-78.
591. *Teisseyre L.* (1883) Ein Beitrag zur Kenntniss der Ceph. Fauna der Ornatentone im Gouv. Rjäsan (Russland). Sitzungsberichte der Akademie der Wissenschaften mathematisch-naturwissenschaftliche Klasse, 88. P. 538-628.
592. *Teisseyre L.* (1887) Notiz über einige seltenere Ammoniten der Baliner Oolithe, Verh. Geol. Reichsanst. Wien. V. 21. 48 p.

593. *Teisseyre L.* (1888) Studya paleontologiczne, I. *Proplanulites* novum genus. Rzecz o faunie ammonitowej krakowskich oolitów // Pamiętnik Akademii Umiejętności w Krakowie. Wydział Matematyczno-Przyrodniczy. T. XIV. P. 75-100.
594. *Teisseyre L.* (1889b) Über die systematische Bedeutung der sogenannten Parabeln der Perisphincten // *Neues Jahrbuch für Mineralogie, Geologie und Paläontologie*. 6. Beil.-Bd. 3. P. 570–643.
595. *Tesakova E.M.* (2003) Callovian and Oxfordian Ostracodes from the Central Region of the Russian Plate // *Paleontol. Journ.* V. 37. Suppl. 2. P.107-227
596. *Thierry J.* (1976) Paleobiogeographie quelques Stephanocerataceae (Ammonitina) du jurassique moyen et superieur; une conformation avec la theorie mobiliste // *Geobios*. N. 9. fasc. 3. P. 291-331.
597. *Thierry J., Cariou E., Elmi S., Mangold Ch., Marchand D., Rioult M.* (1997) Callovien. In: In: Cariou E. & Hantzpergue P. (Eds.), Biostratigraphie du Jurassique quest-European et Mediterranéen // Bulletin des Centres de recherches exploration-production Elf-Aquitaine. Mémoire, 17. P. 63-78.
598. *Tintant H.* (1963) Les Kosmoceratides du Callovien inferieur et moyen d'Europe Occidentale. Univ. France. Paris. N 29. 58p.
599. *Tintant H.* (1977) Le polymorphisme intraspecific en paleontologie (exemples pris chez les ammonites) // *Haliotis*. V. 6. P. 49-69.
600. *Tintant H., Thierry J.* (1967) Repartition stratigraphique des macrocephalitides dans le callovien du versant meridional de la Bourgogne. In.: Ileme Colloque international du Jurassique. Luxemburg. P. 672-686.
601. *Tintant H., Thierry J.* (1967) Repartition stratigraphique des macrocephalitides dans le callovien du versant meridional de la Bourgogne // La succession des faunes dans le callovien Francais. Ileme Colloque international du Jurassique. Luxemburg. P. 17-36.
602. *Tipper, H.W.* (1993) British Columbia and adjacent areas in Canada. In: The Jurassic of the Circum-Pacific. G.E.G. Westermann (ed.). Cambridge University Press. P. 57–66
603. *Trautschold H.* (1877) Ergänzung zur Fauna der russischen Jura // *Verhandlungen der Kaiserlichen Russischen Mineralogischen Gesellschaft zu St. Petenburg*. Zweite Serie, 12. P. 79-116.
604. *Trueman A.E.* (1923) Some theoretical aspects of correlation // *Proc. Geol. Assoc.* V. 34. Iss. 3. P. 193–206.
605. *Trueman A.E.* (1941) The ammonite body-chamber, with special reference to the buoyancy and mode of life of the living ammonite // *Q. J. Geol. Soc.*. 384. P. 339–383.



606. Vančata V., Vančatová M. A., Chalyan V. G., Meishvili N. (2000) Longitudinal study of growth and body mass changes in ontogeny in captive rhesus macaques (*Macaca mulatta*) from the Institute of Medical Primatology, Sochi // *Variability and Evolution*. V. 8. P. 51 – 81
607. Vischniakoff N. (1878) Observations sur la dernière loge de quelques Ammonitides de la Russie // *Bulletin de la Société impériale des naturalistes de Moscou*. T. LIII. Pt.1. P. 39-55.
608. Vischniakoff N.P. (1882) Description des Planulati (Perisphinctes) jurassiques de Moscou. Pt. 1 (Atlas), Moscou. 8 pl.
609. Waagen W. (1869) Die Formenreiche des Ammonites subradiatus // *Geogn.- Paläont. Beitr.* B. II. H. II. S. 179-256.
610. Waagen W. (1875) Jurassic fauna of Kutch, the Cephalopoda // *Palaeontologia Indica*, Geological Survey of India. Series 9, Memoir, 1. P. 1–247.
611. Weissermel W. (1895) Beitrag zur Kenntniss der Gattung *Quenstedticeras* // *Z. Deutsh. Geol. Gesell.* B. XLVII. S. 307-330.
612. Wernbter H. (1891) Der Gebirgsbau des Leinetals zwischen Greene und Banteln // *Neues Jahrb. f. Miner., Geol. und Paläont., Beil.-Bd.*, 7. S. 246-294.
613. West G. B., Brown J. H., Enquist B. J. (2001) A general model for ontogenetic growth // *Nature*. V. 413. P. 628–631.
614. Westermann G.E.G. (1996) Ammonoid life and habitat // Landman NH, Tanabe K, Davis RA (eds). *Ammonoid Paleobiology*. Topics in Geobiology 13. Springer US. P. 607–707.
615. Westermann Gerd E.G. (2000a) Biochore classification and nomenclature in paleobiogeography: an attempt at order // *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*. V. 158. P. 1–13.
616. Westermann Gerd E.G. (2000b) Marine faunal realms of the Mesozoic: review and revision under the new guidelines for biogeographic classification and nomenclature // *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*. V. 163. P. 49–68.
617. Wilhem C. (2014) Notes on Maps of the Callovian and Tithonian Paleogeography of the Caribbean, Atlantic, and Tethyan Realms: Facies and Environments. The Geological Society of America. Digital Map and Chart. Series 17. P. 1-12.
618. Witfield R.P. (1906) Notes on some Jurassic fossils from Franz Josef Land, brought by a member of the Ziegler Exploring Expedition // *Bulletin of the AMNH*. V. 22, article 7. P. 131-134.
619. Wright J. K. (1980) Oxfordian Correlation Chart. In: Cope J.C.W. et al. A correlation of Jurassic rocks in the British Isles. Part Two: Middle and Upper Jurassic // Geological Society of London Special Report. V. 15. P. 61-76.

620. Wright J.K. (1983) The Lower Oxfordian (Upper Jurassic) of north Yorkshire // *Proc. Yorks. Geol. Soc.* V. 44. Hull. P. 249-281.
621. Wright J. K. (2013) Speciation in the cardioceratinid ammonites of the Costicardia Subzone (Cordatum Zone) of the Oxfordian of Skye // *Scottish Journal of Geology.* V.48. P. 61-72.
622. Wright N., S. Zahirovic R., Müller R.D, Seton M. (2013) Towards community-driven, open-access paleogeographic reconstructions: integrating open-access paleogeographic and paleobiology data with plate tectonics // *Biogeosciences.* No. 10. P. 1529-1541.
623. Zakharov V., Rogov M. (2014) Review of the Jurassic System of Russia: Stages, Boundaries, and Perspectives // STRATI 2013. First International Congress on Stratigraphy. At the Cutting Edge of Stratigraphy. Springer Geology, P. 629-634.
624. Zeiss A. (1956) *Hecticoceras* und *Reineckeia* im Mittel- und Ober-Callovien von Blumberg (Südbaden) // *Abhandlungen der Bayerischen Akademie der Wissenschaften, mathematisch-naturwissenschaftliche Klasse, Neue Folge.* V. 80. P. 1-102.
625. Zeiss A. (1972) Diskussion der Beschreibungen Reinecke's von Ammoniten, Ceratiten und Nautiloideen aus dem Mesozoikum des nördlichen Bayern // *Erlanger geologische Abhandlungen.* V. 90. P. 31-40.
626. Zieten C.H. (1830) *Les pétrifications de Wurtemberg.* Livr. 1. Stoutgart: Chez l'expédition de l'histoire de notre temps. 102 S.
627. Ziegler P. (1988) Evolution of the Arctic-North Atlantic and the Western Tethys // *American Association of Petroleum Geologists.* 43 Edition. 198 p.

## Подписи к фототаблицам

Обозначения: ВЖК – временная жилая камера; КЖК – конечная жилая камера. Звездочкой обозначено начало жилой камеры, крестиком – устье, стрелкой – предустьевой пережим. Цифровым значением вблизи знака тире обозначена относительная толщина умбиликального перегиба (УП) вблизи устья, в процентах от максимальной толщины УП на КЖК. Цена деления линейки 10 мм.

Местонахождения коллекций: ГМ ИГАБМ - Геологический музей ИГАБМ СО РАН (Якутск); ПИН - Палеонтологический музей им. Ю.А. Орлова РАН (Москва); ЦСГМ - Центральный Сибирский геологический музей при Институте геологии и геофизики (Новосибирск); ЦНИГР - Центральный научно-исследовательский геологоразведочный музей имени академика Ф.Н. Чернышева (ЦНИГР МУЗЕЙ); ЯрГПУ – геологический музей им. А.Н. Иванова (Ярославский государственный педагогический университет); В.М. - Британский музей естественной истории, Лондон; ГМС - геологический музей Копенгагена; ЛНС - коллекция Дж. Калломона. Фотографии аммонитов из В.М. и ГМС сделаны М.А. Роговым.

### Таблица 1 (из [Kiselev, 2018])

**Фиг. 1,2.** *Cadoceras (Catacadoceras) barnstoni* (Meek) **1a,б** - КЖК, экз. ЯрГПУ ЗФИ/М-1. Земля Франца-Иосифа, о. Гукера, мыс Медвежий. Верхний бат, зона Barnstoni (сборы В.Д. Дибнера, 1957 г.); **2** - КЖК, экз. ЯрГПУ LRJ4/3. Якутия, р. Лена, пос. Чекуровка - осыпь точинской свиты (верхний бат) (сборы М.А. Рогова, 2009 г.).

**Фиг. 3.** *Cadoceras (Catacadoceras) infimum* Gulyaev et Kiselev. КЖК, ЯрГПУ 6/3. Ранее изображен в работе (Гуляев, Киселев, 1999а, т. 2, ф. 6). Нижегородская обл., пос. Просек, верхний бат, зона Calyx, биогоризонт *infimum*.

**Фиг. 4.** *Cadoceras (Rondiceras) milashevici milashevici* (Nik.). ВЖК с устьевым краем на предкадоцерасовой стадии, левая сторона, экз. ЯрГПУ 3/12. С правой стороны экз. изображен на фототабл. 8, фиг. 4. Костромская обл., р. Унжа, д. Черменино, средний келловей, зона Jason, подзона Medea. Фигуры 1-3 даны в едином масштабе.

### Таблица 2 (из [Kiselev, 2018])

**Фиг. 1a,б.** *Chamoussetia hyperbolicus* (Buckm.) ВЖК, экз. ЯрГПУ 6/32. Костромская обл., р. Унжа, д. Колохта, нижний келловей, зона Koenigi, подзона Curtilobus.

**Фиг. 2,3.** *Chamoussetia buckmani* Callomon et Wright, **2a,б** – ВЖК, экз. ЯрГПУ 6/34; **3a,б** – КЖК, экз. ЯрГПУ 6/33. Костромская обл., р. Унжа, д. Колохта, нижний келловей, зона Koenigi, подзона Curtilobus. Все фигуры даны в едином масштабе.

### Таблица 3 (из [Kiselev, 2018])

**Фиг. 1-5.** *Cadoceras (Rondiceras) milashevici milashevici* (Nik.). **1a,б** – тахигеронтный брадиморф, КЖК, экз. ЯрГПУ Е/К-46. Ранее изображен в работе (Иванов, 1975, рис. 2,3). Рязанская обл., г. Елатьма, средний келловей, зона и подзона Jason; **2a,б** – КЖК, экз. ЯрГПУ Ч1/4-2; **3a,б** – КЖК, экз. ЯрГПУ 3/56; **4a,б** – ВЖК на предкадоцерасовой стадии, экз. ЯрГПУ 3/12. Костромская обл., р. Унжа, д. Черменино, средний келловей, зона Jason, подзона Medea; **5** – КЖК, МНС-НС 27, колл. А.А. Мироненко. Рязанская обл., с. Никитино, зона Jason, подзона Medea. Фигуры 1-3 даны в едином масштабе.

**Таблица 4** (из [Kiselev, 2018])

**Фиг. 1,2.** *Cadoceras (Paracadoceras) elatmae* (Nik.). **1** – нормогеронтный брадиморф, КЖК, экз. ЯрГПУ ВП-1896/10; **2** – нормогеронтный нормоморф, КЖК (боковая часть устьевого края частично обломана), экз. ЯрГПУ ВП-1896/9. Нижегородская обл., пос. Просек, нижний келловей, зона и подзона *Elatmae*.

**Фиг. 3-6.** *Cadochamousetia tchernyschewi* (Sok.). **3а,б** – КЖК, экз. ЯрГПУ 5/4; **4а,б** – КЖК, экз. ЯрГПУ 5/2; **5а,б** – ВЖК, предпоследний оборот, экз. ЯрГПУ 5/9; **6а,б** – ВЖК на предкадоцерасовой стадии, экз. ЯрГПУ 5/11. Костромская обл., р. Унжа, устье р. Пеженга, нижний келловей, зона *Subpatruus*, биогоризонт *tchernyschewi*.

**Таблица 5** (из [Kiselev, 2018])

**Фиг. 1-3.** *Cadochamousetia surensis* (Nik.). **1** – КЖК, экз. ЯрГПУ U-10. Нижегородская обл., пос. Ужовка; **2** – тахигеронтный брадиморф, КЖК, экз. ЯрГПУ ВП-1896/12. Нижегородская обл., с. Исады; **3** – ВЖК, экз. ЯрГПУ ВП-1896/13. Нижегородская обл., с. Исады. Все: нижний келловей, зона *Subpatruus*, биогоризонт *surensis*. Все фигуры даны в едином масштабе.

**Таблица 6** (из [Киселев, 2020а])  
Все фигуры даны с уменьшением

**Фиг. 1а,б.** *Arcticoceras ishmae* (Keys.) *morpha ishmae* (Keys.). Экз. ЯрГПУ №АДЗ-9. Респ. Коми, р. Адзьва, разрез Никифорова Щелья. Нижний бат, зона *Ishmae*.

**Фиг. 2а,б.** *Arcticoceras ishmae* (Keys.) *morpha stepankovi* Tuchkov. Часторребристая разновидность. Экз. ЯрГПУ №АДЗ-13. Респ. Коми, р. Адзьва, разрез Никифорова Щелья. Нижний бат, зона *Ishmae*.

**Фиг. 3а,б.** *Arcticoceras ishmae* (Keys.) *morpha stepankovi* Tuchkov. Редкорребристая разновидность. Экз. ЦНИГР Музей № 1/1370. Респ. Коми, р. Ижма, разрез у порога Съелом. Нижний бат, зона *Ishmae*. Экземпляр, описанный Д.Н. Соколовым (1912, стр. 15, рис. 1) под названием *Macrocephalites krylowi* Milach.

**Фиг. 4а,б.** *Arcticoceras ishmae* (Keys.) *morpha pseudishmae* (Spath). Экз. ЯрГПУ №АДЗ-10. Респ. Коми, р. Адзьва, разрез Никифорова Щелья. Нижний бат, зона *Ishmae*.

**Фиг. 5а,б.** *Arcticoceras ishmae* (Keys.) *morpha ishmae* (Keys.). Экз. ЦНИГР Музей № 12/274, колл. А.Н. Замятина. Респ. Коми, левый берег р. Ижмы, порог Разливной. Нижний бат, зона *Ishmae*.

**Фиг. 6а,б.** *Arcticoceras ishmae* (Keys.) *morpha ishmae* (Keys.). Разновидность с низким поперечным сечением. Экз. ЦНИГР Музей № 21/274, колл. А.Н. Замятина. Респ. Коми, левый берег р. Ижмы, порог Разливной. Нижний бат, зона *Ishmae*.

**Фиг. 7а,б.** *Arcticoceras ishmae* (Keys.) *morpha stepankovi* Tuchkov. Экз. ЦНИГР Музей № 18/274, колл. А.Н. Замятина. Респ. Коми, левый берег р. Ижмы, порог Разливной. Нижний бат, зона *Ishmae*.

**Фиг. 8а,б.** *Arcticoceras ishmae* (Keys.) *morpha pseudishmae* (Spath). Экз. ЦНИГР Музей № 26/274, колл. А.Н. Замятина. Респ. Коми, левый берег р. Ижмы, порог Разливной. Нижний бат, зона *Ishmae*.

**Таблица 7** (из [Киселев, 2020а])  
Все фигуры даны в натуральную величину

**Фиг. 1.** *Arcticoceras ishmae* (Keys.) *morpha pseudishmae* (Spath). Экз. ЯрГПУ №АДЗ-10. Респ. Коми, р. Адзьва, разрез Никифорова Щелья. Нижний бат, зона *Ishmae*. Вид сбоку и с вентральной стороны см. на табл. 1, фиг. 4.

**Фиг. 2.** *Arcticoceras ishmae* (Keys.) *morpha stepankovi* Tuchkov. Экз. ЦНИГР Музей № 1/1370. Респ. Коми, р. Ижма, разрез у порога Съелом. Нижний бат, зона *Ishmae*. Вид сбоку и с вентральной стороны см. на табл. 1, фиг. 3.

**Фиг. 3.** *Arcticoceras ishmae* (Keys.) *morpha ishmae* (Keys.). Разновидность с низким поперечным сечением. Экз. ЯрГПУ №АДЗ-337. Респ. Коми, р. Адзьва, разрез Никифорова Щелья. Нижний бат, зона *Ishmae*.

**Фиг. 4.** *Arcticoceras ishmae* (Keys.) *morpha ishmae* (Keys.). Разновидность с высоким поперечным сечением. Экз. ЯрГПУ №АДЗ-12. Респ. Коми, р. Адзьва, разрез Никифорова Щелья. Нижний бат, зона *Ishmae*.

**Фиг. 5.** *Arcticoceras ishmae* (Keys.) *morpha stepankovi* Tuchkov. Конечная жилая камера с апертурой. Лектотип *Arcticoceras excentricum* Voronetz. Экз. ЦНИГР Музей № 38/9209, изображен в работе Н.С. Воронец (1962, табл. XIV, фиг. 1) с противоположной стороны. Левый приток Лены р. Хатыстах.

#### Таблица 8 (из [Киселев, 2020a])

Фигуры 1,2,4 даны с уменьшением, фигуры 3,5 - в натуральную величину

**Фиг. 1.** *Arcticoceras ishmae* (Keys.) *morpha ishmae* (Keys.). Оригинал *Arcticoceras lenaense* Voronetz (MS). Экз. №13и, изображен в неопубликованной рукописи Н.С. Воронец и Е.С. Ершовой (1963, табл. 7, фиг. 1). Обн. 13, р. Лена, приток Согуру-Тигие.

**Фиг. 2.** *Arcticoceras ishmae* (Keys.) *morpha ishmae* (Keys.). Оригинал *Arcticoceras (Incostarcticoceras) tenuicostatum* Voronetz (MS). Экз. №106р, изображен в неопубликованной рукописи Н.С. Воронец и Е.С. Ершовой (1963, табл. 3, фиг. 1). Обн. 106, р. Лена, приток Атыркан.

**Фиг. 3.** *Arcticoceras ishmae* (Keys.) *morpha ishmae* (Keys.). Оригинал *Arcticoceras (Incostarcticoceras) tenuicostatum* Voronetz (MS). Экз. №106и, изображен в неопубликованной рукописи Н.С. Воронец и Е.С. Ершовой (1963, табл. 3, фиг. 2). Обн. 106, р. Лена, приток Атыркан.

**Фиг. 4.** *Arcticoceras ishmae* (Keys.) *morpha stepankovi* Tuchkov. Лектотип *Arcticoceras excentricum* Voronetz. Экз. ЦНИГР Музей № 38/9209, изображен в работе Н.С. Воронец (1962, табл. XIV, фиг. 1) с противоположной стороны без части оборота. Тот же вид с полным оборотом см. на табл. 2, фиг. 5. Левый приток Лены р. Хатыстах.

**Фиг. 5.** *Arcticoceras ishmae* (Keys.) *morpha stepankovi* Tuchkov. Оригинал *Arcticoceras (Incostarcticoceras) intercostatum* Voronetz (MS). Экз. №63-9а, изображен в неопубликованной рукописи Н.С. Воронец и Е.С. Ершовой (1963, табл. 1, фиг. 2). Обн. 63, Левый приток Лены р. Хатыстах.

#### Таблица 9 (из [Киселев, 2020б])

Все фигуры даны с уменьшением

**Фиг. 1-6.** *Arcticoceras ishmae* (Keys.). **Фиг. 1** - брадигеронтный нормоморф. Экз. ЦНИГР Музей № 6/1370. Экземпляр, изображенный с противоположной стороны Д.Н. Соколовым (1912, табл. 1, фиг. 1) под названием *Macrocephalites ishmae* Milach. **Фиг. 2** - нормогеронтный нормоморф. Экз. ЯрГПУ № АДЗ-8. **Фиг. 3** - нормогеронный брадиморф (БТН-морфа). Экз. ЯрГПУ № АДЗ-7. **Фиг. 4** - тахигеронтный тахиморф. Экз. ЯрГПУ № АДЗ-3. **Фиг. 5** - брадигеронтный тахиморф. Экз. ЯрГПУ № АДЗ-1. **Фиг. 6** - брадигеронный брадиморф (БНБ-морфа). Экз. ЯрГПУ № Дг/2-1.

Все экз. представлены конечными жилыми камерами с терминальным устьем. Фиг. 1-5: р. Адзьва, разрез Никифорова Щелья; фиг. 6: р. Дрещанка, разрез №5. Все: нижний бат, зона *Arcticoceras ishmae*.

### Таблица 10 (из [Киселев, 2020б])

Все фигуры даны с уменьшением

**Фиг. 1-6.** *Arcticoceras ishmae* (Keys.). **Фиг. 1а,б** - нормогеронтный брадиморф (БТН-морфа). Экз. ЯрГПУ № АДЗ-7 (с другой стороны изображен на табл. 1, фиг. 3); р. Адзъва, разрез Никифорова Щелья. **Фиг. 2а,б** - брадигеронтный брадиморф (БТБ-морфа). Экз. ЦНИГР Музей № 5/274, колл. А.Н. Замятина; р. Ижма, порог Разливной. **Фиг. 3а,б** - брадигеронтный брадиморф (БББ-морфа). Экз. ЯрГПУ № Дг/2-5; р. Дрещанка, разрез №5. **Фиг. 4а,б** - брадигеронтный нормоморф (ННБ-морфа). Экз. ЯрГПУ № АДЗ-2); р. Адзъва, разрез Никифорова Щелья.

Фиг. 1,4 - представлены конечными жилыми камерами с терминальным устьем. Все: нижний бат, зона *Arcticoceras ishmae*.

### Таблица 11

Фигуры даны в натуральную величину

**Фиг. 1-6.** *Cadoceras (Catacadoceras) infimum* Gulyaev et Kiselev. **Фиг. 1а-е.** Экз. ЯрГПУ 6/59; **Фиг. 2а,б.** Экз. ЯрГПУ Пр2-53; **Фиг. 3а,б.** Экз. ЯрГПУ Пр2-52; **Фиг. 4а,б.** Экз. ЯрГПУ Пр2-50; **Фиг. 5а,б.** Экз. ЯрГПУ Пр2-54; **Фиг. 6а,б.** Экз. ЯрГПУ Пр2-55.

Фиг. 1 - разрез Большая Пестровка-2, слой 1, конкреционный горизонт "а"; фиг. 2-6 - разрез Просек, конкреции слоя 7 (все экземпляры происходят из одной конкреции). Все: верхний бат, зона *Calyx*, биогоризонт *infimum*.

### Таблица 12

Фигуры даны в натуральную величину

**Фиг. 1а,б.** *Cadoceras (Catacadoceras) infimum* morpha *ognevi* Bodyl. Экз. ЯрГПУ 6/59, брадиморф. Разрез Большая Пестровка-2, слой 1, конкреционный горизонт "а". Верхний бат, зона *Calyx*, биогоризонт *infimum*.

**Фиг. 2,3.** *Cadoceras calyx* morpha *calyx* Spath. **Фиг. 2а,б.** Экз. ЯрГПУ 6/61. **3а,б.** Экз. ЯрГПУ 6/62. Разрез Большая Пестровка-2, слой 1 конкреционный горизонт "b". Верхний бат, зона *Calyx*, биогоризонт *calyx calyx*.

**Фиг. 4.** *Cadoceras (Catacadoceras) nageli* (Mitta). Экз. ЯрГПУ БП<sup>1</sup>-5. Разрез Большая Пестровка-1 (Репьевка), слой 1. Верхний бат, биогоризонт *nageli*.

**Фиг. 5а,б.** *C. (Cat.) infimum* morpha cf. *perrarum* Voronetz. Экз. ЯрГПУ Пр2-49. Разрез Просек, слой 8. Верхний бат, зона *Calyx*, биогоризонт *infimum*.

### Таблица 13

Фигуры даны в натуральную величину

**Фиг. 1,2.** *Cadoceras (Catacadoceras) barnstoni* (Meek) morpha *subcalyx* Voronetz. **Фиг. 1а,б.** Экз. ЯрГПУ 6/63. Низовья р. Лены, левый берег, колл. Е.С. Ершовой (сборы 1958-1959 г. в районе Чекуровской антиклинали и мыса Чуча, обозначено в этикетке под номером 4 как *Cadoceras (Catacadoceras) laptievi* Bodyl.), передан из колл. ин-та ВНИИОкеангеология. **Фиг. 2а,б.** Экз. ЯрГПУ L266. Низовья р. Лены, мыс Чуча, сборы М.А. Рогова. Все: верхний бат, зона *Variabile*.

**Фиг. 3,4.** *Cadoceras (Catacadoceras) infimum* Gulyaev et Kiselev. **Фиг. 3а-в.** Экз. ЯрГПУ 6/64. Низовья р. Лены, левый берег, колл. Е.С. Ершовой (сборы 1958-1959 г. в районе Чекуровской антиклинали и мыса Чуча, обозначено в этикетке под номером 47), передан из колл. ин-та ВНИИОкеангеология. **Фиг. 4а,б.** Экз. № 186, оригинал *Cadoceras catostoma* Imlay из отчета Н.С. Воронец, Е.С. Ершовой, 1963, табл. 9, фиг. 1. Северная Сибирь, левый берег р. Лена, разрез мыса Чуча, обн. 18. Верхний бат.

#### Таблица 14

Фигуры даны в натуральную величину

**Фиг. 1-2.** *Cadoceras calyx* Spath. **Фиг. 1а,б** - гипсовый слепок с голотипа (экз. № НМН 9263), изображен в Spath, 1932, pl. XX, fig. 1a,b. Vardekløft Formation, вблизи Point Constable, высота 460 м. **Фиг. 2а,б** - экз. № ЖНС, GMC 1853. Разрез Mikael Bjerg 33. Все: Восточная Гренландия, верхний бат, зона Calyx, ФГ 23-*vardekloeftensis*.

Фото оригиналов сделаны М.А. Роговым.

#### Таблица 15

Фигуры даны в натуральную величину

**Фиг. 1-2.** *Cadoceras calyx* Spath *morpha victor*. **Фиг. 1** - экз. № ЖНС, GMC 1101, разрез Astartekløft S 5, слой 17. **Фиг. 2а,б** - гипсовый слепок с голотипа, изображен в Spath, 1932, pl. XVI, fig. 6a-c. Vardekløft Formation, местонахождение D, высота 540 м. **Фиг. 3а,б** - экз. № ЖНС, GMC 4427. Разрез Zackenbjerg 12, слой 27.

Все: Восточная Гренландия, верхний бат, зона Calyx, ФГ 23-*vardekloeftensis*.

Фото оригиналов сделаны М.А. Роговым.

#### Таблица 16

Фигуры даны в натуральную величину

**Фиг. 1-2.** *Cadoceras calyx* Spath *morpha victor*. **Фиг. 1** - экз. № ЖНС, GMC 1101 (вид сбоку см. на табл. 15, фиг. 1), разрез Astartekløft S 5, слой 17. **Фиг. 2а,б** - экз. № GMC 137987. **Фиг. 3а,б** - экз. № ЖНС, GMC 10.

Все: Восточная Гренландия, верхний бат, зона Calyx, ФГ 23-*vardekloeftensis*.

Фото оригиналов сделаны М.А. Роговым.

#### Таблица 17

Фигуры даны в натуральную величину

**Фиг. 1-3.** *Cadoceras lenaense* Meledina. **Фиг. 1а-г.** Экз. ЯрГПУ AN5/1. **Фиг. 2а,б.** Экз. ЯрГПУ AN5/2. Северная Сибирь, восточный берег Анабарского залива, разрез 109, слой 42, кровля. Верхний бат, зона Variabile (сборы М.А. Рогова, 2008).

#### Таблица 18

Фигуры даны в натуральную величину

**Фиг. 1а,б.** *Cadoceras (Paracadoceras) anabarense morpha anabarense* Bodyl. Экз. ЯрГПУ LRJ1. Северная Сибирь, левый берег р. Лена, южный разрез Чекуровской антиклинали, осыпь пачки 22 (по описанию М.А. Рогова). Нижний келловей, зона Anabarense (сборы М.А. Рогова, 2009).

**Фиг. 2а,б.** *Cadoceras (Paracadoceras) anabarense* Bodyl. *morpha subtenuicostatum* Voronetz. Экз. ЯрГПУ AN5/3. Северная Сибирь, западный берег Анабарского залива. Нижний келловей, зона Anabarense, осыпь (сборы М.А. Рогова, 2008).

#### Таблица 19

Фигуры даны в натуральную величину

**Фиг. 1,2.** *Cadoceras (Paracadoceras) anabarense morpha anabarense* Bodyl. **Фиг. 1а,б.** Экз. ЯрГПУ AN-5. Северная Сибирь, Анабарский залив (сборы Т.М. Емельянцева, 1941). **Фиг.**

**2а,б.** Экз. ЯрГПУ AN36-3. Северная Сибирь, западный берег Анабарского залива (сборы М.А. Рогова, 2008) (слой 3, по Князев и др, 2009б). Нижний келловей, зона Anabarensense.

**Фиг. 3а,б.** *Cadoceras (Paracadoceras) elatmae* (Nik.). Экз. ЯрГПУ ВП-1896/11. Правый берег р. Волги, пос. Просек, слой 16. Нижний келловей, зона Elatmae, биогоризонт *elatmae*.

**Фиг. 4-б.** *Cadoceras falsum* Voronetz. **Фиг. 4а,б.** Экз. ЯрГПУ AN36-1. Северная Сибирь, западный берег Анабарского залива (сборы М.А. Рогова, 2008) (слой 3, по Князев и др, 2009б). Нижний келловей, зона Anabarensense. **Фиг. 5а,б.** Экз. ЯрГПУ AN36-2. Местонахождение и возраст те же. **Фиг. 6а,б.** ЦНИГР Музей, экз. №11а-12, колл. Н.С. Воронеж. Северная Сибирь, Анабарский залив, нижний келловей.

#### Таблица 20

Фигуры даны в натуральную величину

**Фиг. 1,2.** *Cadoceras falsum* Voronetz. **Фиг. 1а,б.** Экз. ЯрГПУ А-6. Северная Сибирь, Анабарский залив, нижний келловей (сборы Т.М. Емельянцева, 1941). **Фиг. 2а,б.** Экз. ЯрГПУ АДЗ-22. Респ. Коми, р. Адзьва, разрез Никифорова Щелья, нижний келловей, осыпь.

**Фиг. 3.** *Pseudocadoceras catostoma* (Rompreckj). Лектотип: ЦНИГР Музей, экз. № 21352 Келловей Южной Аляски.

#### Таблица 21

Фигуры даны в натуральную величину

**Фиг. 1-3.** *Cadoceras apertum*  $\beta$  Callomon et Birkelund. **Фиг. 1** - экз. № GMC 3334, разрез Fossilbjerget-43, слой 11. **Фиг. 2а,б** - экз. № GMC 3863. **Фиг. 3а,б** - экз. № GMC 3335, разрез Fossilbjerget-43, слой 11.

Все: Восточная Гренландия, верхний бат, зона Apertum, ФГ 25 - *apertum*  $\beta$ .

Фото оригиналов сделаны М.А. Роговым.

#### Таблица 22

Фигуры даны в натуральную величину

**Фиг. 1-2.** *Cadoceras apertum*  $\alpha$  Callomon et Birkelund. **Фиг. 1а,б** - экз. № GMC 3321, разрез Fossilbjerget-43, слой 9. **Фиг. 2** - экз. № GMC 101075.

Все: Восточная Гренландия, верхний бат, зона Apertum, ФГ 24 - *apertum*  $\alpha$ .

Фото оригиналов сделаны М.А. Роговым.

#### Таблица 23

Фигуры даны в натуральную величину

**Фиг. 1-2.** *Cadoceras apertum*  $\beta$  Callomon et Birkelund. **Фиг. 1а,б** - экз. № GMC 3521. **Фиг. 2а,б** - экз. № GMC 3520.

Все: Восточная Гренландия, разрез Olympren-66, слой 8. Верхний бат, зона Apertum, ФГ 25 - *apertum*  $\beta$ .

Фото оригиналов сделаны М.А. Роговым.

#### Таблица 24 (из [Киселев, Рогов, 2007б])

Фигуры даны в натуральную величину

**Фиг. 1.** *Cadoceras* sp. Экз. № ЯрГПУ Пр<sup>1</sup>5-6.



**Фиг. 2-5.** *Cadoceras (Catacadoceras) cf. bodylevskiyi* Frebold. **Фиг. 2.** экз. № ЯрГПУ Пр<sup>1</sup>5-8. **Фиг. 3.** экз. № ЯрГПУ Пр<sup>1</sup>5-10. **Фиг. 4.** экз. № ЯрГПУ Пр<sup>1</sup>5-9. **Фиг. 5.** экз. № ЯрГПУ Пр<sup>1</sup>5-7. Все - Просек, слой 10. Верхний бат, биогоризонт 'bodylevskiyi'.

**Таблица 25** (из [Киселев, Рогов, 2007а])  
Фигуры даны в натуральную величину

**Фиг. 1, 2.** *Cadoceras (Paracadoceras) elatmae* (Nikitin): 1. ЯрГПУ Пр11-2. Слой 11, в 0,95 м выше подошвы; 2. ЯрГПУ Пр11-4. Слой 16, из конкреций. Все - зона Elatmae, биогоризонт *elatmae*;

**Фиг. 3-6.** *Cadoceras (Paracadoceras) breve* Blake: 3. Голотип BM C11763 (слепок с оригинала; изображение предоставлено К. Пэйджем (К. Page)). Англия, Дорсет, вблизи Weymouth, East Fleet. Нижний келловей, пачка Флит (Fleet Member); 4. обр. 1158, колл. Т.А. Ломинадзе (=голотип *Cadoceras tschegemicum* Lominadze). Северный Кавказ, р. Чегем. Слой 3, нижний келловей (по Ломинадзе, 1982, с. 228); 5. обр. 12/1528, колл. Д.Б. Гуляева. Респ. Чувашия, д. Хвадукасы. Нижний келловей, зона Elatmae; 6. 8/1353, колл. Д.Б. Гуляева. Респ. Коми, р. Пижма, д. Чуркино. Разрез Чуркинская Щелья, слой 3 (по Д.Б. Гуляеву, 2005), нижний келловей, зона Elatmae, биогоризонт *breve*.

**Таблица 26** (из [Киселев, Рогов, 2007а])  
Фигуры даны в натуральную величину

**Фиг. 1, 2.** *Cadoceras (Paracadoceras) cf. bodylevskiyi* Frebold: 1. ЯрГПУ Пр5-2. Слой 5, в 0,4 м выше подошвы; 2. ЯрГПУ Пр5-5. Слой 10, в 0,55 м выше подошвы. Верхний бат, биогоризонт *bodylevskiyi*;

**Фиг. 3.** *Cadoceras (Catacadoceras) cf. infimum* Gulyaev et Kiselev. ЯрГПУ Пр4-2. Слой 9, в 0,15 м выше подошвы. Верхний бат, зона Calyx, биогоризонт *infimum*;

**Фиг. 4.** *Pseudocadoceras (Costacadoceras) aff. mundum* (Sasonov). ЯрГПУ Пр7-6. Слой 12, в 1,2 м выше подошвы. Зона Elatmae, биогоризонт *frearsi*;

**Фиг. 5.** *Cadoceras (Catacadoceras) cf. nordenskjoeldi* Callomon et Birkelund. ЯрГПУ Пр6-3. Экземпляр с конечной апертурой (наполовину обломано) и пережимом (обозначено звездочкой): 5а. деформированное ядро с частью отпечатка; 5б. Отпечаток (изображение тонально инвертировано). Слой 11, в 0,05 м выше подошвы. Зона Elatmae, биогоризонт *breve*;

**Фиг. 6.** *Cadoceras (Paracadoceras) cf. breve* Blake. ЯрГПУ Пр6-1. Слой 11, в 0,25 м выше подошвы. Зона Elatmae, биогоризонт *breve*;

**Фиг. 7.** *Pseudocadoceras (Costacadoceras) cf. pisciculus* (Gulyaev). ЯрГПУ Пр5-4. Слой 10, в 0,3 м выше подошвы. Зона Elatmae, биогоризонт *bodylevskiyi*;

**Фиг. 8-10.** *Cadoceras cf. falsum* Voronetz: 8. ЯрГПУ Пр8-10. Слой 8, в 0,83 м выше подошвы; 9. ЯрГПУ Пр8-7. Слой 13, в 0,02 м выше подошвы; 10. ЯрГПУ Пр8-6. Слой 13, в 0,32 м выше подошвы. Все - зона Elatmae, биогоризонт *falsum*;

**Фиг. 11.** *Cadoceras (Paracadoceras) elatmae* (Nikitin). ЯрГПУ Пр9-1. Слой 14, в 2,6 м выше подошвы. Зона Elatmae, биогоризонт *elatmae*.

**Таблица 27**

Фигуры даны в натуральную величину

**Фиг. 1,2.** *Cadoceras (Cadoceras) sublaeve* (Sowerby). **Фиг. 1а,б.** Лектотип, экз. № В.М. 4388/а. Англия, Christian Malford, Wiltshire. **Фиг. 2а,б.** Паратип, экз. № В.М. С41710. Оригинал *Cadoceras sublaeve* (Sowerby) var. *rugosa* Spath. Англия, Wiltshire. Все: нижний келловей, формация Kellaways Rock. **Фиг. 3а,б.** Без номера, частная коллекция. Англия, нижний келловей, формация Kellaways Rock.

Фото оригиналов (фиг. 1-3) сделаны М.А. Роговым.

### Таблица 28

Фигуры даны с уменьшением (длина линейки 2 см)

**Фиг. 1,2.** *Cadoceras (Cadoceras) sublaeve* (Sowerby). Экземпляры-топотипы (без номера) из частных коллекций. **Фиг. 1а,б.** Англия, Charlton Kings, Gloucestershire. **Фиг. 2а,б.** Англия, точное местонахождение не известно. **Фиг. 3а,б.** Англия, Buckinghamshire, точное местонахождение не известно. **Фиг. 4а,б.** Англия, Ashton Keynes, Wiltshire. **Фиг. 5а,б.** Англия, Ashton Keynes, Wiltshire. **Фиг. 6а,б.** Англия, Cirencester, Gloucestershire. **Фиг. 7а,б.** Англия, точное местонахождение не известно. **Фиг. 8а,б.** Англия, Ashton Keynes, Wiltshire. **Фиг. 9а,б.** Англия, Ashton Keynes, Wiltshire. **Фиг. 10а,б.** Англия, точное местонахождение не известно.

Все: нижний келловей, формация Kellaways Rock.

### Таблица 29

Фигуры даны в натуральную величину

**Фиг. 1-3.** *Cadoceras (Cadoceras) bryocostilatum* Kiselev. **Фиг. 1а-в.** Голотип, экз. № экз. ПИН 4839/35. Рыбинский район, правый берег Волги у д. Шумарово. **Фиг. 2а-в.** Частная колл., экз. № I361. Правый берег Волги у г. Рыбинск, разрез Переборы. **Фиг. 3а-в.** экз. № ЯрГПУ РЫБ/П-29. Правый берег Волги у г. Рыбинск, разрез Переборы. Средний келловей, зона Jason.

**Фиг. 4а-в.** *Cadoceras (Cadoceras) ex gr. durum* Buckman. Оригинал *Cadoceras ex gr. durum* Buckman, 1922 из статьи (Князев и др., 2010, табл. VI, фиг. 2). ГМ ИГАБМ, колл. № 177, экз. № 177/642: о-в Бол. Бегичев, обн. 503, кровля сл. 6.

**Фиг. 5а,б.** *Cadoceras (Cadoceras) durum* (Buckman, 1922) sensu Page, 1988. Оригинал *Cadoceras durum* (Buckman) из (Page, 1988, pl. 19, fig. 9). Англия, Йоркшир, South Cave, Humberside (locality 17g). Нижний келловей, Cave Rock Member, зона Calloviense, подзона Enodatum, биогоризонт *enodatum* β.

**Фиг. 6.** *Cadoceras durum* (Buckman, 1922). Голотип. Оригинал *Catacephalites durus* Buckman из (Buckman, 1922, pl. CCLXXXIII). Англия, Йоркшир, South Cave. Нижний келловей, Kellaways Rock.

### Таблица 30

Фигуры даны в натуральную величину

**Фиг. 1-8.** *Cadoceras (Protolongaeviceras) arcticoides* Kiselev et Meledina. **Фиг. 1а,б.** Голотип: экз. ПИН 4839/26. **Фиг. 2а,б.** экз. ЯрГПУ РЫБ/П-13. **Фиг. 3а,б.** экз. ЯрГПУ РЫБ/П-8. **Фиг. 4а,б.** Паратип: экз. ПИН 4839/26. **Фиг. 5а,б.** экз. ЯрГПУ РЫБ/П-18. **Фиг. 1-5:** правый берег Волги у г. Рыбинск, разрез Переборы. Средний келловей, зона Jason, подзона Medea. **Фиг. 6а,б.** экз. ЯрГПУ И1-1. Рыбинский р-н, левый берег р. Иода, слой 1 (0,5 м ниже кровли). Средний келловей, зона и подзона Jason. **Фиг. 7а,б.** экз. ЯрГПУ И1-2. Рыбинский р-н, левый берег р. Иода, слой 1 (1 м ниже кровли). Средний келловей, зона и подзона Jason.

**Фиг. 8а,б.** экз. ЦСГМ 489-299. Восточный Таймыр, р. Чернохребетная, обн. 4, сл. 1. Оригинал *Rondiceras stenolobum* (Nikitin) из (Князев и др., 2015, табл. III. Фиг. 1-3).

### Таблица 31

Фигуры даны в натуральную величину

**Фиг. 1-5.** *Cadoceras (Protolongaeviceras) arcticoides* Kiselev et Meledina. **Фиг. 1а,б.** Экз. GМС 3679. **Фиг. 2а,б.** Экз. GМС 3720. **Фиг. 3а,б.** Экз. GМС 3718. Все: Восточная Гренландия, Земля Джеймсона, разрез 78 (*Kosmocerasbjerg, Olympen*). Средний келловей.

**Фиг. 4а,б.** Экз. ЯрГПУ РЫБ/П-7. **Фиг. 5а,б.** Экз. ЯрГПУ РЫБ/П-9. Правый берег Волги у г. Рыбинск, разрез Переборы. Средний келловей, зона Jason, подзона Medea.

Фото оригиналов (фиг. 1-3) сделаны М.А. Роговым.

### Таблица 32

Фигуры даны в натуральную величину

**Фиг. 1а,б.** *Arcticoceras cranoccephaloide* Callomon et Birkelund. Экз. ЯрГПУ LRJ4/1. Северная Сибирь, левый берег р. Лена, пос. Чекуровка, южный разрез, пачка 7 (по Меледина и др., 1991), кровля (26 м ниже подошвы оксфорда). Средний бат, зона Cranoccephaloide. Сборы М.А. Рогова, 2009 г.

### Таблица 33

Фигуры даны в натуральную величину

**Фиг. 1а,б.** *Cadoceras (Catacadoceras) barnstoni* (Meek). Экз. ЯрГПУ L267.

**Фиг. 2а,б.** *Cadoceras variabile* Spath. Экз. ЯрГПУ L87.

Все: Северная Сибирь, левый берег р. Лена, разрез мыса Чуча, слой 1 (по описанию М.А. Рогова). Верхний бат, зона Variabile. Сборы М.А. Рогова, 2011 г.

### Таблица 34

Фигуры даны в натуральную величину

**Фиг. 1а,б.** *Cadoceras (Cadoceras) declinatum* Voronetz. Экз. ЯрГПУ LRJ/2. Северная Сибирь, левый берег р. Лена, пос. Чекуровка, северный разрез, 4,5 м ниже подошвы оксфорда. Нижний келловей, зона Sublaeve. Сборы М.А. Рогова, 2009 г.

**Фиг. 2-3.** *Cadoceras (Cadoceras) sublaeve* (Sowerby) *morpha rugosum* Spath. **Фиг. 2а,б.** Экз. ЦНИГР 222/327д. I. **Фиг. 3а-е.** Экз. ЦНИГР 222/327д. II. На этикетке обозначен как *C. neglectum* sp. nov. Сборы В.Н. Скатарова, 1950 г., из колл. Н.С. Воронеж. Северная Сибирь, Оленекская протока, нижний келловей, зона Sublaeve.

**Фиг. 4.** *Cadoceras (Cadoceras) sublaeve declinatum* Voronetz. Экз. № 106ф, оригинал *Cadoceras* sp. nov. indet. из отчета Н.С. Воронеж, Е.С. Ершовой, 1963, табл. 17, фиг. 3. Северная Сибирь, левый берег р. Лена, разрез Северная Чекуровка, обн. 106 вблизи р. Атыркан, слой 6. Нижний келловей, зона Sublaeve.

**Фиг. 5,б.** *Cadoceras (Cadoceras) sublaeve* (Sowerby). Экземпляры-топотипы (без номера) из частных коллекций. Все: Англия, Ashton Keynes, Wiltshire. Нижний келловей, формация Kellaways Rock, зона Calloviense.

### Таблица 35

Фигуры даны в натуральную величину

**Фиг. 1-4.** *Cadoceras (Paracadoceras) glabrum* Imlay part. **Фиг. 1а,б.** Экз. № 106ф, оригинал *Cadoceras glabroides* Voronetz [MS] из отчета Н.С. Воронеж, Е.С. Ершовой, 1963, табл. 13, фиг. 1. Северная Сибирь, левый берег р. Лена, разрез Северная Чекуровка, обн. 106 вблизи р. Атыркан, слой 6. Нижний келловей, зона Sublaeve. **Фиг. 2.** Экз. ЯрГПУ Е/М-57. Рязанская область, г. Елатьма, правый берег р. Оки, слой. 4. Нижний келловей,

подзона *Enodatum*, биогоризонт *enodatum enodatum*. **Фиг. 3.** Экз. USNM № 108065а, оригинал *Cadoceras glabrum* Imlay из Imlay, 1953; pl. 37, fig. 4. Южная Аляска, формация Чинитна. Нижний келловей. **Фиг. 4.** Экз. GSC № 91589, оригинал *Cadoceras tonniense* Imlay из Arthur et al., 1993; pl. 5, fig. 7. Юго-Западная Британская Колумбия, оз. Харрисон. Нижний келловей.

**Фиг. 5.** *Cadoceras (Cadoceras) cf./aff. durum* (Buckman) sensu Page. Экз. № 106х, оригинал *Longaeviceras cf. nikitini* (Sokolov) из отчета Н.С. Воронец, Е.С. Ершовой, 1963, табл. 8, фиг. 2. Северная Сибирь, левый берег р. Лена, разрез Северная Чекуровка, обн. 106 вблизи р. Атыркан, слой 7. Нижний келловей, зона *Milaschevici*.

### Таблица 36

Фигуры даны в натуральную величину

**Фиг. 1а-в.** *Cadoceras cf. taimyrense* (Meled.). Экз. № 1767-3, оригинал *C. aff. declinatum* Vor.=*C. diversus* Voronetz sp. nov. [MS] из отчета Н.С. Воронец, Е.С. Ершовой, 1963, табл. 15, фиг. 1а-в. Северная Сибирь, Оленекская протока, обн. 1767, слой 5/6. Средний келловей, зона *Stenolobum*, биогоризонт *stenolobum*.

**Фиг. 2.** *C. (P.) wosnessenskii* (Grew.) sensu Imlay. Экз. № 2376-1, оригинал *Cadoceras wosnessenskii* (Grew.) из отчета Н.С. Воронец, Е.С. Ершовой, 1963, табл. 8, фиг. 1. Северная Сибирь, Оленекская протока, обн. 2376, слой 5 (подошва). Нижний келловей, зона *Sublaeve*.

**Фиг. 3.** *Cadoceras (Cadoceras) declinatum* Voronetz. Экз. ЯрГПУ LRJ/2. Северная Сибирь, левый берег р. Лена, пос. Чекуровка, северный разрез, 4,5 м ниже подошвы оксфорда. Нижний келловей, зона *Sublaeve*. Сборы М.А. Рогова, 2009 г.

### Таблица 37

Фигуры даны в натуральную величину

**Фиг. 1-5.** *Cadoceras (Catacadoceras) infimum* Gulyaev et Kiselev. **Фиг. 1** - экз. № JHC, GMC 4407. Разрез Fossilbjerget 42. **Фиг. 2** - экз. № JHC, GMC 1821. Разрез Mikael Bjerg 33. **Фиг. 3** - экз. № JHC, GMC 4389. Разрез Mikael Bjerg. **Фиг. 4** - экз. № JHC, GMC 1820. Разрез Mikael Bjerg 33. **Фиг. 5** - экз. № JHC, GMC 1828. Разрез Mikael Bjerg 33. Все: Восточная Гренландия, Земля Джеймсона, верхний бат, зона *Calyx*, ФГ 22-*peramplus*.

**Фиг. 6-7.** *Cadoceras variabile* Spath. **Фиг. 6.** Экз. № JHC, GMC 4444. Разрез Fossilbjerget 43. Верхний бат, зона *Variabile*, ФГ 20-*inflatus*. **Фиг. 7.** Экз. № JHC, GMC 3237. Восточная Гренландия, Земля Джеймсона, разрез Fossilbjerget 43. Верхний бат, зона *Variabile*, ФГ 21-*rozenkrantzi*.

Фото оригиналов сделаны М.А. Роговым.

### Таблица 38

Фигуры даны в натуральную величину

**Фиг. 1-5.** *Cadoceras (Cadoceras) tolype* Buckman. **Фиг. 1а,б.** Тахиморфный экз., № ЯрГПУ 6/30. **Фиг. 2а,б.** Нормоморфный экз, № ЯрГПУ 6/28. **Фиг. 3а,б.** Брэдморфный экз. № ЯрГПУ 6/33. Все: Нижегородская обл., правый берег Волги у с. Исады. Нижний келловей, зона *Koenigi*, подзона *Curtilobus*.

### Таблица 39

Фигуры даны в натуральную величину

**Фиг. 1а-г.** *Cadoceras (Cadoceras) tolype* Buckman. Брамиморный экз. № ЯрГПУ 6/33. Нижегородская обл., правый берег Волги у с. Исады. Нижний келловей, зона Koenigi, подзона Curtilobus.

### Таблица 40

Фигуры даны в натуральную величину

**Фиг. 1-5.** *Cadoceras (Cadoceras) tolype* Buckman. **Фиг. 1а-г** - экз. № ЯрГПУ 3/32. **Фиг. 2а,б** - экз. № ЯрГПУ 6/65. **Фиг. 3а,б** - экз. № ЯрГПУ 3/24. **Фиг. 4а,б** - экз. № ЯрГПУ 6/66. **Фиг. 5а,б** - экз. № ЯрГПУ 6/68. **Фиг. 6** - экз. № ЯрГПУ 3/28.

Все: Нижегородская обл., правый берег Волги у с. Исады. Нижний келловей, зона Koenigi, подзона Curtilobus.

### Таблица 41

**Фиг. 1а,б.** *Arctocephalites greenlandicus* Spath. Экз. № ЦНИГР 19/274, колл. А.Н. Замятина. Респ. Коми, р. Ижма, порог Разливной. Нижний бат, зона Greenlandicus. Фиг. 1а - натуральная величина, фиг. 1б - х 0,66.

**Фиг. 2.** *Arctocephalites arcticus* Spath *morpha arcticus*. Экз. ЯрГПУ № Dr/1-1. Респ. Коми, р. Дрещанка, разрез Б, слой 1. Нижний бат, зона Arcticus.

**Фиг. 3.** *Arctocephalites arcticus* Spath *morpha elegans*. Экз. ЯрГПУ № Dr/1-2. Респ. Коми, р. Дрещанка, разрез В, слой 1. Нижний бат, зона Arcticus.

### Таблица 42

Фигуры даны в натуральную величину

**Фиг. 1а,б.** *Arcticoceras ishmae* (Keys.) *morpha 'harlandi'*. Экз. ЯрГПУ № Dr/1-25.

**Фиг. 2а,б.** *Arcticoceras ishmae* (Keys.) *morpha tenuicostatum*. Экз. ЯрГПУ № Dr/1-26.

Все: Респ. Коми, р. Дрещанка, разрез А, слой 10, нижняя часть. Нижний бат, зона Ishmae, биогоризонт *ishmae ishmae*.

### Таблица 43 (из [Киселев, 2006])

Фигуры даны в натуральную величину

**Фиг. 1-3.** *Cadoceras (Rondiceras) milashevici khudyaevi* Kiselev, subsp. nov. **Фиг. 1, 2.** Голотип: В/1-1, ЯГПУ. **Фиг. 3.** Паратип: ЯрГПУ № В/1-11. Все: с. Вотча (1), слой 4. Средний келловей, зона Enodatum, биогоризонт *milashevici khudyaevi*.

**Фиг. 4-6.** *Cadoceras (Rondiceras) milashevici milashevici* (Nikitin). **Фиг. 4.** Яр.ГПУ № В/Ф-3. **Фиг. 4.** Яр.ГПУ № В/Ф-25. **Фиг. 5.** ЯрГПУ № В/Ф-25. Все: с. Вотча (1), слой 5. Средний келловей, зона Enodatum, биогоризонт *milashevici milashevici*.

**Фиг. 7, 8.** *Pseudocadoceras homoeomorphum* Kiselev. ЯрГПУ № В/Г-1, с. Вотча (1), слой 4. Средний келловей, зона Enodatum, биогоризонт *milashevici khudyaevi*.

**Фиг. 9, 10.** *Pseudocadoceras cf. crassicostatum* Imlay. ЯрГПУ № В/Г-2, с. Вотча (1), слой 4. Средний келловей, зона Enodatum, биогоризонт *milashevici khudyaevi*.

### Таблица 44 (из [Киселев, 2006])

Фигуры даны в натуральную величину

**Фиг. 1-4.** *Kosmoceras (Zugokosmoceras) obductum* (Buckman). **Фиг. 1, 2.** Яр.ГПУ № В/С-2; **Фиг. 3, 4.** Яр.ГПУ № В/С-1, с. Вотча (1), слой 8. Средний келловей, зона Coronatum, подзона Obductum, биогоризонт *obductum*.

**Фиг. 5, 6.** *Kosmoceras (Zugokosmoceras) grossouvrei* Douville. Яр.ГПУ № В/А-79, с. Вотча (1), слой 10. Переотложенная конкреция среднего келловей, зоны Coronatum, подзоны Grossouvrei.

**Фиг. 7, 8.** *Cadoceras (Rondiceras) tscheffkini* (Orbigny). **Фиг. 7.** Яр.ГПУ № В/Ф-2. **Фиг. 8.** Яр.ГПУ № В/Ф-22. Все: с. Вотча (1), слой 3. Средний келловей, зона Enodatum, биогоризонт *tscheffkini*.

**Таблица 45** (из [Киселев, 2006])  
Фигуры даны в натуральную величину

**Фиг. 1-4.** *Cadoceras postelatmae* Sasonov. Яр.ГПУ № В/А-28, с. Вотча (1), слой 10. Переотложенная конкреция с *Kosmoceras crassum* Tint. среднего келловей, зоны Coronatum, подзоны Obductum.

**Фиг. 5-8.** *Longaeviceras alpha* Kiselev. **Фиг. 5, 6.** Яр.ГПУ № В/А-61, **Фиг. 7-8.** Яр.ГПУ № В/А-62. Все: с. Вотча (1), слой 10. Переотложенная конкреция с *Kosmoceras crassum* Tint. среднего келловей, зоны Coronatum, подзоны Obductum.

**Фиг. 9-10.** *Longaeviceras stenolobum* (Keys.) emend. (Nik.). Яр.ГПУ № В/С-24. с. Вотча, (2), слой 5. Средний келловей, зона Coronatum, подзона Obductum, биогоризонт '*crassum*'.

**Фиг. 11, 12.** *Cadoceras (Protolongaeviceras) arcticoides* Kiselev et Meledina. Паратип: Яр.ГПУ № В/Е-5, с. Вотча (1), слой 6. Средний келловей, зона Jason, подзона Jason, биогоризонт *jason jason*.

**Фиг. 13, 14.** *Kosmoceras (Gulielmites) jason jason* (Rein.). Яр.ГПУ № В/Е-3, с. Вотча (1), слой 6. Средний келловей, зона Jason, подзона Jason, биогоризонт *jason jason*.

**Фиг. 15, 16.** *Erymnoceras doliforme* (Roman). Яр.ГПУ № В/А-57, с. Вотча (1), слой 10. Переотложенная конкреция с *Kosmoceras crassum* Tint. среднего келловей, зоны Coronatum, подзоны Obductum.

**Таблица 46** (из [Киселев, 2006])  
Фигуры даны в натуральную величину

**Фиг. 1-6.** *Longaeviceras stenolobum* (Keys.) emend. (Nik.). **Фиг. 1, 2.** Лектотип: Горный Музей № 343/46. Сысола, с. Вотча. Келловей. **Фиг. 3, 4.** Яр.ГПУ № В/С-24. с. Вотча, (2), слой 5. Средний келловей, зона Coronatum, подзона Obductum, биогоризонт *stenolobum*. **Фиг. 5.** Рисунок лопастной линии из работы Кейзерлинга (Keyserling, 1846, табл. 22, фиг. 13). **Фиг. 6.** Лопастная линия со внутренней части лектотипа. Инвертированная фотография с повышенным контрастом изображения. Первое наружное седло несколько сужено наклоном вентральной стороны раковины и несет следы привентральной скульптуры.

**Таблица 47**  
Фигуры даны в натуральную величину

**Фиг. 1а,б.** *Longaeviceras stenolobum* (Keys.) emend. (Nik.). Топотип: Яр.ГПУ № Vt-18. Респ. Коми, р. Сысола, с. Вотча, разрез Б, слой 9. Средний келловей, зона Coronatum, подзона Obductum, биогоризонт '*crassum*'.

**Фиг. 2а,б.** *Kosmoceras (Zugokosmoceras) effulgens* (Buckman). Яр.ГПУ № Vt-50. Респ. Коми, р. Сысола, с. Вотча, разрез Б, слой 9. Средний келловей, зона Coronatum, подзона Obductum, биогоризонт '*crassum*'.

#### Таблица 48

Фигуры даны в натуральную величину

**Фиг. 1а-д.** *Longaeviceras praestenolobum* Kiselev et Meledina. Топотип: ЯрГПУ № Vt-10. Респ. Коми, р. Сысола, с. Вотча, разрез Б, слой 8. Средний келловей, зона Coronatum, подзона Obductum, биогоризонт *obductum*.

#### Таблица 49

Фигуры даны в натуральную величину

**Фиг. 1,2.** *Longaeviceras praestenolobum* Kiselev et Meledina. **Фиг. 1а,б.** Яр.ГПУ N 4/3-1. **Фиг. 2а,б.** Яр.ГПУ N 4/3-3. (из колл. С. В. Мелединой). Оренбургская обл., р. Сухая Песчанка, слой 3 (по Киселев, Меледина, 2004). Средний келловей, зона Coronatum, подзона Obductum, биогоризонт *obductum*.

**Фиг. 3-5.** *Longaeviceras praestenolobum* Kiselev et Meledina. **Фиг. 3а,б.** Паратип: Яр.ГПУ № В/С-3. **Фиг. 4а,б.** Паратип: Яр.ГПУ № В/С-10. **Фиг. 5а,б.** Голотип: Яр.ГПУ № В/С-5. Респ. Коми, р. Сысола, с. Вотча, разрез А, слой 8. Средний келловей, зона Coronatum, подзона Obductum, биогоризонт *obductum*.

#### Таблица 50 (из [Киселев, 2001а])

Фигуры даны в натуральную величину

**Фиг. 1-3.** *Catasigaloceras enodatum enodatum* (Nik.). Яр.ГПУ-N Е/М-56; Рязанская обл., р. Ока, г. Елатьма; слой 4, нижний келловей, подзона Enodatum, биогоризонт *enodatum enodatum*.

**Фиг. 4-5.** *Catasigaloceras enodatum aeeta* Kiselev. Голотип: Яр.ГПУ-N Е/М-12; Рязанская обл., р.Ока, г. Елатьма; слой 5, нижний келловей, подзона Enodatum, биогоризонт *enodatum aeeta*.

**Фиг. 7-9.** *Catasigaloceras planicerclus* (Buckm.). Яр.ГПУ-N Н/А-10; Рязанская обл., р. Ока, с. Никитино; нижний келловей, подзона Enodatum, биогоризонт *enodatum enodatum*.

**Фиг. 10, 12.** *Catasigaloceras enodatum crispatum* (Buckm.). **Фиг. 10.** Яр.ГПУ-N М/Д-1; Костромская обл, р. Унжа, г. Макарьев, слой 3б, нижний келловей, подзона Enodatum, биогоризонт *enodatum crispatum*. **Фиг. 12.** Яр.ГПУ-N Н/А-11; Рязанская обл., р. Ока, с. Никитино; нижний келловей, подзона Enodatum, биогоризонт *enodatum crispatum*.

**Фиг. 11.** *Kosmoceras (Gulielmites) medea medea* (Buckm.). Яр.ГПУ-N 8/1. Костромская область, Кологривский район, р. Унжа, с. Черменино. Средний келловей (слой 12), зона Jason, подзона Medea, биогоризонт *medea medea*.

**Фиг. 13, 14.** *Kosmoceras (Gulielmites) medea magnum* Kiselev. Яр.ГПУ-N М/В-4; Костромская обл, р. Унжа, г. Макарьев, слой 5, средний келловей, зона Jason, подзона Medea, биогоризонт *medea magnum*.

#### Таблица 51 (из [Киселев, 2001а])

Фигуры даны в натуральную величину

**Фиг. 1-3.** *Kosmoceras (Gulielmites) jason* (Rein.). **Фиг. 1, 2.** Яр.ГПУ-N Е/К-19; **Фиг. 3.** Яр.ГПУ-N Е/Л-1; Все: Рязанская обл., р.Ока, г.Елатьма; слой 7, средний келловей, зона Jason, подзона Jason.

**Фиг. 4, 5, 10, 11.** *Gulielmiceras (Gulielmiceras) robustum* (Tint.). **Фиг. 4,5.** Яр.ГПУ-N 7/9. **Фиг.10, 11.** Яр.ГПУ-N 7/10. Все: Костромская обл., р. Унжа, с. Бурдово. Средний келловей, зона Coronatum, подзона Grossouvrei, биогоризонт *posterior*.

- Фиг. 8, 9.** *Gulielmiceras (Gulielmiceras) fasciculatum* (Tint.). Яр.ГПУ-Н 7/10. Костромская обл., р. Унжа, с. Бурдово. Средний келловей, зона Coronatum, подзона Grossouvrei, биогоризонт *posterior*.
- Фиг. 12, 13.** *Gulielmiceras (Gulielmiceras) jenceni* Teiss. Яр.ГПУ-Н Е/К-38; Рязанская обл., р. Ока, г. Елатьма; слой 7, средний келловей, зона Jason, подзона Jason.
- Фиг. 6, 7.** *Gulielmiceras (Spinikosmoceras) castor* (Rein.). Яр.ГПУ-Н 7/11. Костромская обл., р. Унжа, с. Бурдово. Средний келловей, зона Coronatum, подзона Grossouvrei, биогоризонт *posterior*.

**Таблица 52** (из [Киселев, 2001а])  
Фигуры даны в натуральную величину

- Фиг. 1-3.** *Kosmoceras (Gulielmites) obductum* (Buckm.) var. a. Яр.ГПУ-Н Е/Н-52; Рязанская обл., р. Ока, г. Елатьма; слой 8, из внутренних песчаных конкреций; средний келловей, зона Coronatum, подзона Obductum, биогоризонт *obductum*.
- Фиг. 4, 5.** *Kosmoceras (Gulielmites) obductum* (Buckm.) var. b. Яр.ГПУ-Н Е/Н-50; Возраст и местонахождение те же.
- Фиг. 6, 7.** *Gulielmiceras (Spinikosmoceras) fuchsi* (Neum.). Яр.ГПУ-Н Е/Н-35; Рязанская обл., р. Ока, г. Елатьма; слой 8; средний келловей, зона Coronatum, подзона Obductum, биогоризонт *crassum*.
- Фиг. 8, 9.** *Gulielmiceras (Spinikosmoceras) pollux* (Rein.). Яр.ГПУ-Н 7/12. Костромская обл., р. Унжа, с. Бурдово. Средний келловей, зона Coronatum, подзона Grossouvrei, биогоризонт *posterior*.
- Фиг. 10, 11.** *Gulielmiceras (Spinikosmoceras) tschegemensis* (Tschichatschev). Яр.ГПУ-Н 9/16, Нижегородская обл., с. Ужовка; средний келловей, зона Jason, подзона Jason

**Таблица 53** (из [Киселев, 2001а])  
Фигуры даны в натуральную величину

- Фиг. 1.** *Kosmoceras (Zugokosmoceras) crassum* Tintant. Яр.ГПУ-Н Е/Н-6; Рязанская обл., р. Ока, г. Елатьма; слой 8, из мергельного матрикса; средний келловей, зона coronatum, подзона Obductum, биогоризонт *crassum*.
- Фиг. 2, 3.** *Kosmoceras (Zugokosmoceras) effulgens* (Buckman). Яр.ГПУ-Н Е/Н-2; возраст и местонахождение те же.
- Фиг. 4, 5.** *Kosmoceras (Zugokosmoceras) pseudogrossouvrei* Tint. Яр.ГПУ-Н 7/2. Костромская обл., р. Унжа, с. Бурдово. Средний келловей, зона Coronatum, подзона Grossouvrei, биогоризонт *posterior*.

**Таблица 54** (из [Киселев, 2001а])  
Фигуры даны в натуральную величину

- Фиг. 1-3.** *Kosmoceras (Zugokosmoceras) posterior* Brinkm. Яр.ГПУ-Н 7/1. Костромская обл., р. Унжа, с. Бурдово. Средний келловей, зона Coronatum, подзона Grossouvrei, горизонт *posterior*.
- Фиг. 4-5.** *Kosmoceras (Zugokosmoceras) posterior* Brinkm / *grossouvrei* Douv. Яр.ГПУ-Н 7/3. Возраст и местонахождение те же.
- Фиг. 6-7.** *Kosmoceras (Catasigaloceras) enodatum aeeta* subsp. nov. Паратип: Яр.ГПУ-Н Е/М-1; Рязанская обл., р. Ока, г. Елатьма; слой 5, нижний келловей, подзона Enodatum, биогоризонт *enodatum aeeta*.
- Фиг. 8, 9.** *Kosmoceras (Zugokosmoceras) phaeinum* Buckm. Яр.ГПУ-Н 7/2. Костромская обл., р. Унжа, с. Бурдово. Верхний келловей, зона Athleta, подзона Phaeinum.



**Фиг. 10.** *Kosmoceras (Zugokosmoceras) grossouvrei* Douv. Яр.ГПУ-Н Е/Ф-4; Рязанская обл., р. Ока, г. Елатьма; слой 10; средний келловей, зона Coronatum, подзона Grossouvrei, биогоризонт *grossouvrei*.

**Таблица 55** (из [Киселев, 2001а])  
Фигуры даны в натуральную величину

**Фиг. 1, 4-7.** *Kosmoceras (Kosmoceras) subnodatum* Teiss. **Фиг. 1.** Яр.ГПУ-Н Е/К-28; **Фиг. 4-7.** Яр.ГПУ-Н Е/К-23; Рязанская обл., р. Ока, г. Елатьма; слой 7, средний келловей, зона Jason, подзона Jason.

**Фиг. 2, 3.** *Kosmoceras (Kosmoceras) aff. nodosum* Call. Яр.ГПУ-Н М/В-5; Костромская обл, р. Унжа, г. Макарьев, слой 5, средний келловей, зона Jason, подзона Medea, биогоризонт *medea magnum*.

**Фиг. 8,9.** *Kosmoceras (Kosmoceras) tchernischevi* Nik. Яр.ГПУ-Н Е/Н-55; Рязанская обл., р. Ока, г. Елатьма; слой 8, из внутренних песчанистых конкреций; средний келловей, зона Coronatum, подзона Obductum, биогоризонт *obductum*.

**Фиг. 10, 11.** *Kosmoceras (Kosmoceras) baylei* Tint. Яр.ГПУ-Н М/В-18; Костромская обл, р.Унжа, г. Макарьев, слой 5, средний келловей, зона Jason, подзона Medea, биогоризонт *medea magnum*.

**Таблица 56** (из [Киселев, 2001а])  
Фигуры даны в натуральную величину

**Фиг. 1, 2.** *Proplanulites fracidus* Buckm. **Фиг. 1.** Яр.ГПУ-Н М/Д-148; **Фиг. 2.** Яр.ГПУ-Н М/Д-149. Костромская обл, р.Унжа, г. Макарьев, слой 3а, нижний келловей, подзона Enodatum, биогоризонт *fracidus*.

**Фиг. 3-6.** *Homoeoplanulites (Aparanulites) submutatus* (Nik.). Разновидность со сглаженной скульптурой. Weak ribbing variety. **Фиг. 3, 4.** Яр.ГПУ-Н Е/М-103; **Фиг. 5, 6.** Яр.ГПУ-Н Е/М-16. Рязанская обл., р. Ока, г. Елатьма; слой 5, нижний келловей, подзона Enodatum, биогоризонт *enodatum aeeta*.

**Фиг. 7-11.** *Homoeoplanulites (Aparanulites) difficilis* (Buckm.). **Фиг. 7.** Яр.ГПУ-Н М/Д-7; **Фиг. 8, 9.** Яр.ГПУ-Н М/Д-8; **Фиг. 10, 11.** Яр.ГПУ-Н М/Д-9; Костромская обл, р. Унжа, г. Макарьев, слой 3а, нижний келловей, подзона Enodatum, биогоризонт *enodatum crispatum*.

**Таблица 57** (из [Киселев, 2001а])  
Фигуры даны в натуральную величину

**Фиг. 1, 2.** *Okaites pseudomosquensis* (Siem.). Яр.ГПУ-Н Е/К-45; Рязанская обл., р. Ока, г.Елатьма; слой 7, средний келловей, зона Jason, подзона Jason.

**Фиг. 3, 4.** *Grossouvria nikitini* (Par. et Von.). Яр.ГПУ-Н Е/Н-29; Рязанская обл., р.Ока, г.Елатьма; слой 8, из внутренних песчанистых конкреций; средний келловей, зона Coronatum, подзона Obductum, биогоризонт *obductum*.

**Фиг. 5, 6.** *Okaites comptoni rossicus* (Siem.). Яр.ГПУ-Н 7/12. Костромская обл., р. Унжа, с. Бурдово. Средний келловей, зона Coronatum, подзона Grossouvrei, биогоризонт *posterior*.

**Фиг. 7, 8.** *Choffatia pseudofunata* (Teiss.). Яр.ГПУ-Н Е/Н-66; Рязанская обл., р.Ока, г.Елатьма; слой 8, из внутренних песчанистых конкреций; средний келловей, зона Coronatum, подзона Obductum, биогоризонт *obductum*.

**Фиг. 9, 10.** *Subgrossouvria recuperoi* (Gemm.). Яр.ГПУ-Н Е/М-187; Рязанская обл., р.Ока, г.Елатьма; слой 4, нижний келловей, подзона Enodatum, биогоризонт *enodatum enodatum*.

- Фиг. 11, 12.** *Subgrossouvria evoluta* (Neum.). Яр.ГПУ-Н М/Д-86. Костромская обл, р.Унжа, г. Макарьев, слой 3б, нижний келловей, подзона Enodatum, биогоризонт *enodatum crispatum*.
- Фиг. 13, 14.** *Choffatia* cf. *sacuntala* Spath. Яр.ГПУ-Н Е/М-188; Рязанская обл., р.Ока, г.Елатьма; слой 5, нижний келловей, подзона Enodatum, биогоризонт *enodatum aeeta*.
- Фиг. 15, 16.** *Binatisphinctes fluctuosus* Buckm. Яр.ГПУ-Н 7/13. Костромская обл., р. Унжа, с. Бурдово. Средний келловей, зона Coronatum, подзона Grossouvrei, биогоризонт *posterior*.

**Таблица 58** (из [Киселев, 2001a])  
 Фигуры даны в натуральную величину

- Фиг. 1-9.** *Cadoceras (Paracadoceras) recidivum* Kiselev. Голотип - Яр.ГПУ-Н Е/М-186. Рязанская область, г. Елатьма, правый берег р. Оки, слой. 4. Нижний келловей, подзона Enodatum, биогоризонт *enodatum enodatum*.
- Фиг. 10.** *Cadoceras (Paracadoceras) glabrum* Imlay partim. Яр.ГПУ-Н Е/М-57. Возраст и местонахождение те же.

**Таблица 59**  
 Фигуры даны в натуральную величину

- Фиг. 1-7.** *Longaeviceras alpha* sp. nov. **Фиг. 1, 2.** Голотип - ПИН, экз. 4839/32; **Фиг. 3, 4.** ПИН, экз. 4839/31; **Фиг. 5-7.** ПИН, экз. 4839/33. Костромская обл., р. Унжа, с. Бурдово. Средний келловей, зона Coronatum, подзона Grossouvrei, биогоризонт *posterior*.

**Таблица 60** (из [Киселев, 2001a])  
 Фигуры даны в натуральную величину

- Фиг. 1-3.** *Kosmoceras (Zugokosmoceras) grossouvrei* Douv. Фиг. 1а-с: ЯрГПУ М/7б-12, **Фиг. 2а,б:** ЯрГПУ М/7б-1, Фиг. 3а,б: МК-23. Михайловцемент I, слой 7 - средний келловей, зона Coronatum, подзона Grossouvrei, биогоризонт *grossouvrei*.
- Фиг. 4а,б.** *Kosmoceras (Zugokosmoceras) posterior* Brinkmann. ЯрГПУ М7а-9. Михайловцемент I - средний келловей, зона Coronatum, подзона Grossouvrei, биогоризонт *posterior*.
- Фиг. 5.** *Kosmoceras (Zugokosmoceras) crassum* Tintant. МК-180. Михайловцемент I, слой 6 - зона Coronatum, подзона Obductum, биогоризонт *crassum*.
- Фиг. 6.** *Kosmoceras (Kosmoceras) pollucinum* Teiss. МК-312. Михайловцемент I, слой 6 - зона Coronatum, подзона Obductum, биогоризонт *crassum*.
- Фиг. 7а,б.** *Kosmoceras (Kosmoceras) gemmatum* (Phillips). ЯрГПУ М7-53. Михайловцемент I - средний келловей, зона Coronatum, подзона Grossouvrei.

**Таблица 61** (из [Kiselev, Rogov, 2018])  
 Фигуры даны в натуральную величину

- Фиг. 1а,б.** *Kosmoceras (Lobokosmoceras) proniae* Teiss. ЯрГПУ М/7д-1. Михайловцемент I, слой 8 (0,7 м выше подошвы) - верхний келловей, зона Athleta, подзона Proniae, биогоризонт *proniae*.
- Фиг. 2а,б.** *Kosmoceras (Zugokosmoceras) phaeinum* (Buckman). АМ-52. Михайловцемент I, слой 7 - верхний келловей, зона Athleta, подзона Phaeinum.

- Фиг. 3а,б.** *Kosmoceras (Lobokosmoceras) rowlstonense* (Young et Bird). ЯрГПУ М7д-6. Михайловцемент I, слой 8,1м ниже кровли - верхний келловей, зона Athleta, подзона Proniae, биогоризонт *rowlstonense*.
- Фиг. 4а,б.** *Kosmoceras (Lobokosmoceras) kuklikum* (Buckman). ЯрГПУ М8-6. Михайловцемент I, слой 9 - верхний келловей, зона Athleta, подзона Kuklikum, биогоризонт *kuklikum*.
- Фиг. 5.** *Kosmoceras (Kosmoceras) gemmatum* (Phillips). МК166. Михайловцемент I, средний келловей, зона Coronatum, подзона Grossouvrei.
- Фиг. 6,7.** *Gulielmiceras (Spinikosmoceras) pollux* (Rein.). **Фиг. 6а-б:** ЯрГПУ М7а-1. Михайловцемент I, слой 7 (0,45 м выше кровли) - средний келловей, зона Coronatum, подзона Grossouvrei, биогоризонт *posterior*; **фиг. 7а-б:** М7-7. Михайловцемент I, слой 7 - зона Coronatum, подзона Grossouvrei.

**Таблица 62** (из [Kiselev, Rogov, 2018])  
 Фигуры даны в натуральную величину

- Фиг. 1а,б.** *Kosmoceras (Kosmoceras) spinosum* (Sow.). ЯрГПУ М10-2. Михайловцемент I, слой 10 - зона Lamberti, подзона Henrici.
- Фиг. 2а,б.** *Kosmoceras (Kosmoceras) rotundum* var. *subspinosum* Nikolaeva et Rozhdestwenskaya. ЯрГПУ Г-1. Карьер у г. Гжель - зона Athleta, подзона Kuklikum, биогоризонт *kuklikum*.
- Фиг. 3,4.** *Kosmoceras (Kosmoceras) rotundum* var. *rotundum* (Quenstedt). **Фиг. 3а,б:** ЯрГПУ К-4. Правый берег р. Оки у д. Костино; **фиг. 4а,б:** ЯрГПУ МГ/3-3. Михайлов-Горенка, слой 11с. Все: зона Athleta, подзона Kuklikum, биогоризонт *kuklikum*;
- Фиг. 5а,б.** *Kosmoceras (Lobokosmoceras) kuklikum* (Buckman). ЯрГПУ К-5. Правый берег р. Оки у д. Костино - зона Athleta, подзона Kuklikum, биогоризонт *kuklikum*.
- Фиг. 6а,б.** *Kosmoceras (Lobokosmoceras) rowlstonense* (Young et Bird). ЯрГПУ МК-27. Карьер у д. Пески. Слой 1 - зона Athleta, подзона Proniae, биогоризонт *rowlstonense*.
- Фиг. 7а,б.** *Keplerites (Gowericeras) gowerianus* (Sowerby). Колл. А.А. Мироненко. Михайловцемент II, слой 2, в переотложенных конкрециях.

**Таблица 63** (из [Kiselev, Rogov, 2018])  
 Фигуры даны в натуральную величину

- Фиг. 1а,б.** *Kosmoceras (Kosmoceras) gemmatum* (Phillips). ЯрГПУ М7-58. Михайловцемент I - верхний келловей, зона Athleta, подзона Phaeinum.
- Фиг. 2.** *Kosmoceras (Lobokosmoceras) geminatum* (Buckman). ЯрГПУ МГ/2-29. Михайлов-Горенка, слой 11 (конкреционный горизонт D) - верхний келловей, зона Lamberti, подзона Henrici.
- Фиг. 3,4.** *Cadoceras arcticoides* Kiselev et Meledina. **Фиг. 3а,б:** ПИН 4839/25; **фиг. 4а,б:** 3/47; Михайлов-Горенка - средний келловей, зона Jason, подзона Medea, биогоризонт *medea medea*.

**Таблица 64** (из [Kiselev, Rogov, 2018])  
 Фигуры даны в натуральную величину

- Фиг. 1-3.** *Funiferites allae allae* (Kiselev). **Фиг. 1а,б:** ЯрГПУ МЦ:7-6, Михайловцемент I, слой 7в - верхний келловей, зона Athleta, подзона Phaeinum; **фиг. 2а,б:** ЯрГПУ М7в-8 - подзона Phaeinum. **Фиг. 3а,б:** ЯрГПУ МК319. Слой 7 (0,75 м выше подошвы) - биогоризонт *grossouvrei*.
- Фиг. 4-6.** *Funiferites allae compressum* subsp. nov. **Фиг. 4а,б:** ЯрГПУ М7-1. Михайловцемент I, слой 7г; **фиг. 5а,б:** ЯрГПУ МЦ:7-3. Михайловцемент II, слой 4;

- фиг. 6a,b:** ЯрГПУ МЦ:7-8. Михайловцемент I, слой 7г. Все: верхний келловей, зона Athleta, подзона Proniae, биогоризонт *allae compressum*.
- Фиг. 7-10.** *Funiferites patruus* (Eichwald). **Фиг. 7a,b:** ЯрГПУ МГ/2-5. Михайлов-Горенка, слой 10с (80 см ниже кровли); **фиг. 8a,b:** ЯрГПУ В295. Михайловцемент I, слой 8; **фиг. 9a,b:** ЯрГПУ МЦ:8-5. Михайловцемент II, слой 4; **фиг. 10a,b:** ЯрГПУ М165. Михайловцемент I, слой 8. Все: верхний келловей, зона Athleta, подзона Proniae, биогоризонт *patruus*.

**Таблица 65** (из [Kiselev, Rogov, 2018])

Фигуры даны в натуральную величину

- Фиг. 1,2.** *Funiferites allae allae* (Kiselev). **Фиг. 1a,b:** голотип ПИН 4839/19. Михайловцемент I, слой 7b - средний келловей, зона Coronatum, подзона Grossouvrei, биогоризонт *Grossouvrei*; **фиг. 2a,b:** МЦ:7-5. Слой 7b - верхний келловей, зона Athleta, подзона Phaeinum.
- Фиг. 3,4.** *Funiferites funiferus* (Phillips). **Фиг. 3:** ЯрГПУ МК321; **Фиг. 4a,b:** ЯрГПУ МК223. Михайловцемент I, слой 8 (кровля) - верхний келловей, зона Athleta, подзона Proniae.
- Фиг. 5-7.** *Cadoceras proniense* Sasonov. **Фиг. 5a,b:** ЯрГПУ 3/40. Рыбинск, разрез «Переборы»; **фиг. 6a,b:** ЯрГПУ Н-13. Рязанская обл., д. Никитино; **7a,b:** ЯрГПУ Н-8. Рязанская обл., д. Никитино. Все: средний келловей, зона Jason.

**Таблица 66** (из [Kiselev, Rogov, 2018])

Фигуры даны в натуральную величину

- Фиг. 1,2.** *Longaeviceras placenta* (Leckenby). **Фиг. 1a,b:** ЯрГПУ МЦ:10-1; **фиг. 2a,b:** ЯрГПУ МЦ:10-2. Михайловцемент I, слой 10 (кровля) - верхний келловей, зона Athleta, подзона "Spinorum".
- Фиг. 3.** *Cadoceras (Rondiceras) milashevici milashevici* (Nikitin). ЯрГПУ МГ/1-18. Михайлов-Горенка, разрез 1, слой 8 - средний келловей, зона Jason, подзона Medea, биогоризонт *medea medea*.

**Таблица 67** (из [Kiselev, Rogov, 2018])

Фигуры даны в натуральную величину

- Фиг. 1a,b.** *Eboraciceras longilobatum* (Buckman). ЯрГПУ М11-1. Михайловцемент I, слой 10 (горизонт базальных конкреций) - верхний келловей, зона Lamberti, подзона Henrici.
- Фиг. 2-3.** *Lamberticeras pseudolamberti* (Sintzow). ЯрГПУ МЦ(5)-31. Михайловцемент II, слой 5 (0,45м ниже кровли) - верхний келловей, зона Lamberti, подзона Lamberti, биогоризонт *paucicostatum*.
- Фиг. 4a,b.** *Cadoceras (Eichwaldiceras) carinatum* (Eichwald). ЯрГПУ МЦ(5)-33. Михайловцемент II, слой 5 (конкреционный горизонт «d») - верхний келловей, зона Lamberti, подзона Lamberti, биогоризонт *praelamberti*.
- Фиг. 5.** *Quenstedtoceras paucicostatum* (Lange). ЯрГПУ МЦ(5)-21. Михайловцемент II, слой 5 (кровля) - верхний келловей, зона Lamberti, подзона Lamberti, биогоризонт *paucicostatum*.
- Фиг. 6-8.** *Cardioceras (Scarburgiceras) cf. scarburgense* (Young et Bird). **Фиг. 6:** ЯрГПУ М12-5; **фиг. 7:** ЯрГПУ М12-4. Михайловцемент I, слой 12, нижняя треть; **фиг. 8:** ЯрГПУ МК168. Михайлов-Змеинка. Все: нижний оксфорд, зона Magiae, подзона Scarburgense, биогоризонт *scarburgense*.

**Таблица 68** (из [Kiselev, Rogov, 2018])

Фигуры даны в натуральную величину

- Фиг. 1-8, 21-24.** *Cadoceras (Eichwaldiceras) intermedium* Kiselev. **Фиг. 1а-с:** ЯрГПУ М7-54 - голотип; **фиг. 2а,б:** ЯрГПУ М7-55; **фиг. 3а-с:** ЯрГПУ М7-56; **фиг. 4а,б:** ЯрГПУ М7-57; **фиг. 5а,б:** ЯрГПУ М7-58. Михайловцемент I, слой 7 - 1,3 - средний келловей, зона Coronatum, подзона Grossouvrei; 2, 4, 5 - верхний келловей, зона Athleta, подзона Proniae.
- Фиг. 6а,б.** *Longaeviceras placenta* (Leckenby). ЯрГПУ М8-12. Михайловцемент I, слой 9. Верхний келловей, зона Athleta, подзона Kuklikum, биогоризонт *kuklikum*.
- Фиг. 7а,б.** *Lamberticeras henrici* Douville. ЯрГПУ М11-2. Слой 10 (горизонт базальных конкреций) - верхний келловей, зона Lamberti, подзона Henrici.
- Фиг. 8-9.** *Lamberticeras praelamberti* Douville. **Фиг. 8а,б:** ЯрГПУ М/з5-1; **фиг. 9а,б:** ЯрГПУ М11-7. Слой 11 - верхний келловей, зона Lamberti, подзона Lamberti, биогоризонт *praelamberti*.
- Фиг. 10а,б.** *Quenstedtoceras macer* (Quenstedt). ЯрГПУ М11-18. Михайловцемент I, слой 11 (горизонт базальных конкреций) - верхний келловей, зона Lamberti, подзона Henrici.
- Фиг. 11а,б.** *Quenstedtoceras damoni* (Nikitin). ЯрГПУ М11-14. Михайловцемент I, слой 11 (горизонт базальных конкреций) - верхний келловей, зона Lamberti, подзона Henrici.
- Фиг. 12а,б.** *Quenstedtoceras leachi* (Sowerby). ЯрГПУ А-1. Михайловцемент I, слой 10 - верхний келловей, зона Lamberti, подзона Henrici.
- Фиг. 13а-с.** *Cardioceras (Scoticardioceras) gallicum* Maire. ЯрГПУ М13-2. Михайловцемент I, слой 12в. Нижний оксфорд, зона Mariae, подзона Praecordatum, биогоризонт *alphacordatum*.
- Фиг. 14-15.** *Protocardioceras cf. praemartini* (Spath). **Фиг. 14а,б:** ЯрГПУ М12-1. Михайловцемент I, слой, 12б; **фиг. 15:** ЯрГПУ МГ/3-17. Михайлов-Горенка, слой 13 (2 м выше подошвы). Нижний оксфорд, зона Mariae, подзона Praecordatum.
- Фиг. 16а,б.** *Cardioceras (Scarburgiceras) transitorium* Spath. ЯрГПУ М12-2. Михайловцемент I, слой ?12б. Нижний оксфорд, зона Mariae, подзона Praecordatum.
- Фиг. 17а,б.** *Cardioceras (Cardioceras) percaelatum* Pavlow. ЯрГПУ М282. Михайловцемент I, слой 13 - нижний оксфорд, зона Cordatum, подзона Costicardia.

**Таблица 69** (из [Kiselev, Rogov, 2018])

Фигуры даны в натуральную величину

- Фиг. 1а,б.** *Goliathiceras goliathum* (Orbigny). ЯрГПУ М14-15. Михайловцемент I, слой 13.
- Фиг. 2а,б.** *Goliathiceras (Pachycardioceras) elatum* (Maire). ЯрГПУ М14-5. Михайловцемент I, слой 13.
- Фиг. 3, 6.** *Cardioceras (Scoticardioceras) lahuseni* Maire. **Фиг. 3а,б:** ЯрГПУ М14-16; **фиг. 6а,б:** ЯрГПУ МЦ12-5. Михайловцемент I, слой 13.
- Фиг. 4а,б.** *Vertebriceras quadrarium* var. *biplicatum* Arkell. ЯрГПУ М14-1. Михайловцемент I, слой 13.
- Фиг. 5, 7, 9.** *Vertebriceras gracile* Arkell. **Фиг. 5а,б:** ЯрГПУ М14-13; **фиг. 7а,б:** ЯрГПУ МЦ12-2; **фиг. 9а,б:** ЯрГПУ МЦ12-1. Михайловцемент I, слой 13
- Фиг. 8, 10.** *Vertebriceras quadrarium* var. *quadrarium* (Buckman). **Фиг. 8а,б:** ЯрГПУ М14-14; **фиг. 10а,б:** ЯрГПУ М14-12. Все: Михайловцемент I, слой 13 - нижний оксфорд, зона Cordatum, подзона Costicardia.
- Фиг. 11, 12.** *Cardioceras (Cardioceras) costicardia* var. *vulgare* Arkell. **Фиг. 11а,б:** ЯрГПУ МК306. Михайловцемент I, слой 13; **фиг. 12а,б:** ЯрГПУ МЦ(9)-2. Михайловцемент II, слой 9.

**Фиг. 13a,b.** *Vertebriceras quadrarium* var. *anglogallicum* Arkell. ЯрГПУ МГ/3-21. Михайлов-Горенка, слой 13.  
Все: нижний оксфорд, зона Cordatum, подзона Costicardia.

**Таблица 70** (из [Kiselev, Rogov, 2018])  
Фигуры даны в натуральную величину

- Фиг. 1a-d.** *Cardioceras (Scarburgiceras) alphacordatum* Spath. ЯрГПУ М13-1. Михайловцемент I, слой 12в - нижний оксфорд, зона Mariae, подзона Praecordatum, биогоризонт *alphacordatum*.
- Фиг. 2,3.** *Protocardioceras praecordatum* (Douville). Фиг. 2: ЯрГПУ МЦ12-7; Фиг. 3: ЯрГПУ МЦ12-8. Михайловцемент I, слой 12г - нижний оксфорд, зона Mariae, подзона Praecordatum, биогоризонт *praecordatum*.
- Фиг. 4a,b.** *Rursiceras reversum* Buckman. ЯрГПУ М/3:6-1. Михайлов-Змеинка - верхний келловей, зона Lamberti, подзона Henrici.
- Фиг. 5a,b.** *Alligaticeras* aff. *rotifer* (Brown) sensu Cox. ЯрГПУ МК270. Михайлов-Змеинка - верхний келловей, верхний келловей, зона Athleta, подзона Kuklikum.

**Таблица 71** (из [Kiselev, Rogov, 2018])  
Фигуры даны в натуральную величину

- Фиг. 1a,b.** *Peltoceras retrospinatum* Gerard et Contaut sensu Courville et Bonnot. ЯрГПУ МЦ(5)-32. Михайловцемент II, слой 5 (конкреционный горизонт «с») - верхний келловей, зона Lamberti, подзона Henrici.
- Фиг. 2a,b.** *Okaites mosquensis* (Fischer). ЯрГПУ М7в-5. Михайловцемент I, слой 7 - средний келловей, зона Coronatum, подзона Grossouvrei.
- Фиг. 3a,b.** *Okaites comptoni rossicus* (Siem.). ЯрГПУ М7б-6. Михайловцемент I, слой 7 - средний келловей, зона Coronatum, подзона Grossouvrei.
- Фиг. 4a,b.** *Pseudopeltoceras chauvinianum* (Orbigny). ЯрГПУ М7-19. Михайловцемент I, слой 7в - верхний келловей, зона Athleta, подзона Phaeinum.
- Фиг. 5, 6.** *Vinatisphinctes fluctuosus* (Pratt). **Фиг. 5a,b:** ЯрГПУ М7а-4; **фиг. 6a,b:** ЯрГПУ М7б-3. Михайловцемент I, слой 7 - средний келловей, зона Coronatum, подзона Grossouvrei.

**Таблица 72** (из [Kiselev, Rogov, 2018])  
Фигуры даны в натуральную величину

- Фиг. 1,2.** *Peltoceras retrospinatum* Gerard et Contaut sensu Courville et Bonnot. **Фиг. 1:** ЯрГПУ М9-1. Михайловцемент I, слой 10 (средняя часть) - верхний келловей, зона Athleta, подзона Kuklikum, биогоризонт *kuklikum*; **Фиг. 2:** ЯрГПУ МЦ(5)-12. Михайловцемент II, слой 5 (конкреционный горизонт «с») - верхний келловей, зона Lamberti, подзона Henrici.
- Фиг. 3a,b.** *Vinatisphinctes fluctuosus* Buckman. ЯрГПУ М7б-13. Михайловцемент I, слой 7 - средний келловей, зона Coronatum, подзона Grossouvrei.
- Фиг. 4a,b.** *Peltoceras athleta* (Phillips). Г-2. Карьер у г. Гжель - верхний келловей, зона Athleta, подзона Kuklikum, биогоризонт *kuklikum*

**Таблица 73** (из [Kiselev, Rogov, 2018])  
Фигуры даны в натуральную величину

- Фиг. 1a,b.** *Alligaticeras* aff. *rotifer* (Brown) sensu Cox. ЯрГПУ МК257. Венев (Тульская обл.) - верхний келловей, верхний келловей, зона Athleta, подзона Kuklikum.

- Фиг. 2a,b.** *Binatisphinctes binatus* (Leckenby). ЯрГПУ М8-8. Михайловцемент I, слой 8 (базальный горизонт конкреций) - верхний келловей, зона Athleta, подзона Kuklikum.
- Фиг. 3a,b.** *Orionoides termieri* Gerard et Contaut. ЯрГПУ МГ4-8. Михайлов-Горенка, слой 11 (конкреционный горизонт С) - верхний келловей, зона Athleta, подзона Kuklikum.
- Фиг. 4a,b.** *Choffatia* cf. *poeculum* (Leckenby). ЯрГПУ МГ1-16. Михайлов-Горенка, слой 11 (80 см выше конкреционного горизонта D) - верхний келловей, зона Lamberti, подзона Lamberti.

**Таблица 74** (из [Kiselev, Rogov, 2018])  
 Фигуры даны в натуральную величину

- Фиг. 1-3.** *Erynoceras* ex gr. *coronatum* (Bruguiere). Экземпляры не из коллекции, фотографии сделаны в полевых условиях. Фиг. 1,2: Михайловцемент II, слой 3 (на фиг. 1 – 0,5 м выше подошвы). Фиг. 3: Михайловцемент I, слой 6. Все - средний келловей, зона Coronatum, подзона Obductum.
- Фиг. 4a,b.** *Erynoceras doliforme* Roman. ЯрГПУ № МЦ(4)-12. Михайловцемент II, слой 4 - средний келловей, зона Coronatum, подзона Grossouvrei.
- Фиг. 5a,b.** *Erynoceras baylei* Jeannet. ЯрГПУ MV2. Михайловцемент I, слой 6 - средний келловей, зона Coronatum, подзона Obductum, биогоризонт *obductum*.
- Фиг. 6.** *Alcidia mazetieri* (Petitclerc). ЯрГПУ MIV909. Михайловцемент I, слой 8, подошва (2,5 м ниже кровли) - верхний келловей, зона Athleta, подзона Proniae.
- Фиг. 7.** *Rossienceras uhligi* (Till). ЯрГПУ МК7991, Михайловцемент II, сл. 3 (0,1 м выше подошвы) - средний келловей, зона Coronatum, подзона Obductum.
- Фиг. 8.** *Taramelliceras* cf. *flexispinatum* (Orpel). Из частной коллекции А. Брятова. Михайловцемент I, (?) верхний келловей, зона Lamberti, осыпь.

**Таблица 75** (из [Kiselev, Rogov, 2018])  
 Фигуры даны в натуральную величину

- Фиг. 1.** *Kosmoceras subnodatum* Teisseyre. Лектотип: IPUW 1884-2-9 (оригинал *Cosmoceras subnodatum*, Teisseyre, 1883, taf. 2, fig. 9a-d). Рязанская область, р. Проня - Ornatenton.
- Фиг. 2.** *Kosmoceras proniae* Teisseyre. Лектотип: IPUW 1884-3-15 (оригинал *Cosmoceras proniae*, Teisseyre, 1883, taf. 3, fig. 15a-d). Рязанская область, р. Проня - Ornatenton.
- Фиг. 3a-c.** *Kosmoceras jenzeni* Teisseyre. Лектотип: IPUW 1884-3-23 (оригинал *Cosmoceras jenzeni*, Teisseyre, 1883, taf. 3, fig. 23a-c). Рязанская область, г. Пронск - Ornatenton.
- Фиг. 4.** *Kosmoceras pollucinum* Teisseyre. Лектотип: IPUW 1884-5-30 (оригинал *Cosmoceras pollucinum*, Teisseyre, 1883, taf. 5, fig. 30a,b). Рязанская область, г. Пронск - Ornatenton.
- Фиг. 5a,b.** *Rossienceras rossiense* (Teisseyre). Лектотип: IPUW 1884-1-6 (оригинал *Harpoceras rossiense*, Teisseyre, 1883, taf. 1, fig. 6a-d). Рязанская область, г. Пронск - Ornatenton.
- Фиг. 6a,b.** *Binatisphinctes subaurigerus* (Teisseyre). Лектотип: IPUW 1884-5-39 (оригинал *Perisphinctes subaurigerus*, Teisseyre, 1883, taf. 5, fig. 39a-d). Рязанская область, г. Пронск - Ornatenton.
- Фиг. 7-10.** *Brightia lominadzei* Rogov. Фиг. 7: ЯрГПУ MIV 232. Фиг. 8: ЯрГПУ MIV305. Фиг. 9,10 - голотип: ЯрГПУ MIV303. Московская область, д. Алпатьево, верхний келловей.
- Фиг. 11a-c.** *Sublunuloceras* cf. *dynastes* (Waagen). ЯрГПУ MIV1, Михайловцемент I, слой 8 - верхний келловей, зона Athleta, подзона Kuklikum.

**Таблица 76** (из [Kiselev, Rogov, 2018])  
Фигуры даны в натуральную величину

- Фиг. 1, 2.** *Peltoceras (Peltoceratoides) williamsoni* (Phillips). Fig. 1a,b: ЯрГПУ-МК1499. Fig. 2a,b: YPU-МК1502. Михайловцемент I, слой 13 - зона Cordatum, подзона Costicardia.
- Фиг. 3.** *Parawedekindia arduennensis* (Orbigny). ЯрГПУ-number. Михайловцемент I, слой 13 - зона Cordatum, подзона Costicardia.
- Фиг. 4а,б.** *Erymnoceras doliforme* Roman. ЯрГПУ-МК301. Михайловцемент I, слой 7 (58 cm above the base) - зона Coronatum, подзона Grossouvrei.

**Таблица 77** (из [Kiselev, Rogov, 2018])  
Фигуры даны в натуральную величину

- Фиг. 1.** *Kosmoceras (Zugokosmoceras) crassum* Tintant. YPU-МК-180. Михайловцемент I, слой 6 - зона Coronatum, подзона Obductum, биогоризонт *crassum*.
- Фиг. 2а,б.** *Binatisphinctes fluctuosus* Buckman. YPU-M7b-13. Михайловцемент I, слой 7 - зона Coronatum, подзона Grossouvrei.
- Фиг. 2.** *Binatisphinctes welschi* Gerard et Contaut. Field photos. Михайлов-Горенка, слой 10с (in Fig. 4 - 6.1 m above the base) - зона Athleta, подзона Proniae, биогоризонт *patruus*.

**Таблица 78** (из [Kiselev et al., 2013])  
Фигуры даны в натуральную величину

- Фиг. 1, 2.** *Lamberticeras henrici* (Douville). ЯрГПУ D1-4. Дубки, слой 1, 130 см выше подошвы. Зона Lambert Zone, подзона Henrici.
- Фиг. 3, 4.** *Lamberticeras lamberti* (Sowerby). ЯрГПУ МК408. Дубки, слой 1, 290 см выше подошвы. Зона Lambert Zone, биогоризонт *lamberti*.
- Фиг. 5, 6.** *Lamberticeras praelamberti* (Douville). ЯрГПУ D1-95. Дубки, слой 1, 200 см выше подошвы. Зона Lambert Zone, биогоризонт *praelambert*.
- Фиг. 7, 8.** *Lamberticeras pseudolamberti* (Sintzow). ЯрГПУ BD2-2. Даховская (С. Кавказ), слой 2. Зона Lambert, биогоризонт *paucicostatum*.
- Фиг. 9, 10.** *Quenstedtoceras macer* (Quenstedt). ЯрГПУ D1-33. Дубки, слой 1, 180 см выше подошвы. Зона Lambert Zone, биогоризонт *praelamberti*.
- Фиг. 11.** *Quenstedtoceras mariae* (Orbigny). ЯрГПУ D1-121. Дубки, слой 1d. Зона Lambert, биогоризонт *paucicostatum*.
- Фиг. 12, 13.** *Quenstedtoceras leachi* (Sowerby). ЯрГПУ D1-45. Дубки, слой 1, 130см выше подошвы. Зона Lambert Zone, биогоризонт *praelamberti*.
- Фиг. 14, 15.** *Quenstedtoceras paucicostatum* (Lange). ЯрГПУ МК453. Дубки, слой 1d. Зона Lambert, биогоризонт *paucicostatum*.
- Фиг. 16, 17.** *Quenstedtoceras* aff. *paucicostatum* (Lange). ЯрГПУ BD3-7. Даховская (С. Кавказ), слой 3. Зона Mariae, подзона Scarburgense.
- Фиг. 18.** *Putealicerias douvillei* (Jeannet). ЯрГПУ MIV817. Дубки, слой 1, 410 см выше подошвы. Зона Lambert, биогоризонт *mojarovskii*.
- Фиг. 19, 20.** *Taramelliceras baccatum* (Bukowski). Fig. 19. ЯрГПУ MIV791-1. Fig. 20. MIV541. Дубки, слой 4. Cordatum Zone, Bukowskii Subzone, *baccatum* horizon.
- Фиг. 21.** *Brightia* sp. nov. (= *B. sveva* auct.). ЯрГПУ MIV819. Дубки, слой 1, 450 cm above bottom. Зона Lambert Zone, биогоризонт *mojarovskii*.
- Фиг. 22.** *Creniceras renggeri* (Orpel). ЯрГПУ MIV565. Дубки, слой 4. Зона Cordatum, подзона Bukowskii, биогоризонт *baccatum*.



- Фиг. 23.** *Brightia socini* (Haas) sensu Gygi. ЯрГПУ MIV576. Дубки, слой 1, 300 см выше подошвы. Зона Lambert Zone, биогоризонт *mojarovskii*.
- Фиг. 24.** *Putealicerias schumacheri* (Noetling). ЯрГПУ BD2-19. Даховская (С. Кавказ), слой 2. Зона Lambert, биогоризонт *paucicostatum*.
- Фиг. 25.** *Lissoceratoides erato* (Orbigny). ЯрГПУ BD2-63. Даховская (С. Кавказ), слой 2. Зона Lambert, биогоризонт *paucicostatum*.

**Таблица 79** (из [Kiselev et al., 2013])  
 Фигуры даны в натуральную величину

- Фиг. 1.** *Kosmoceras (Kosmoceras) transitionis* (Nikitin). ЯрГПУ МК334. Дубки, слой 1, 175 см выше подошвы. Зона Lambert Zone, биогоризонт *praelamberti*.
- Фиг. 2-5.** *Kosmoceras* aff. *zudacharicum* Kazanskii. Фиг. 2, 3 – ЯрГПУ BD2-12; фиг. 4, 5 – ЯрГПУ BD2-10. Даховская (С. Кавказ), слой 2. Зона Lambert, биогоризонт *paucicostatum*.
- Фиг. 6, 7.** *Kosmoceras (Kosmoceras) spinosum* (Sow.). ЯрГПУ D1-136. Дубки, слой 1, 50 см выше подошвы. Зона Lambert Zone, подзона Henrici.
- Фиг. 8-10.** *Kosmoceras (Lobokosmoceras) geminatum* (Buckman). Фиг. 8, 9. ЯрГПУ D1-148. Дубки, слой 1, 100 см выше подошвы. Зона Lambert Zone, подзона Henrici. Фиг. 10. ЯрГПУ SO-7. Старый Оскол. Зона и подзона Lambert.
- Фиг. 11-13.** *Gulielmiceras mojarovskii* (Nik. et Rozhd.). ЯрГПУ D1-164. Дубки, слой 1, 450 см выше подошвы. Фиг. 13. BD1-8. Даховская (С. Кавказ), слой 1. Зона и подзона Lambert, биогоризонт *mojarovskii*.
- Фиг. 14, 19.** *Protocardioceras praemartini* (Spath). Фиг. 14. ЯрГПУ ВВ6-13. Беляевка, слой 3. Фиг. 19. M12-1. Nikitino. Зона Mariae, подзона Praecordatum, биогоризонт *praemartini*.
- Фиг. 15.** *Cardioceras (Scarburgiceras) cf. praecordatum douvillei* Maire. ЯрГПУ ВВ11-4. Беляевка, слой 8. Зона Mariae, подзона Praecordatum.
- Фиг. 16.** *Cardioceras (Scarburgiceras) cf. alphacordatum* Spath. ЯрГПУ ВВ7-27. Беляевка, слой 4. Зона Mariae, подзона Praecordatum, биогоризонт *alphacordatum*.
- Фиг. 17-19.** *Cardioceras (Scarburgiceras) praecordatum* Douville. Фиг. 17, 18. ЯрГПУ N-5. Nikitino. Фиг. 19. ЯрГПУ D1-124. Дубки, слой 1, 670 см выше подошвы. Зона Mariae, подзона Praecordatum.
- Фиг. 20, 21.** *Protocardioceras russiense* (Sasonov). ЯрГПУ D1-126. Дубки, слой 1, 650 см выше подошвы. Зона Mariae, подзона Praecordatum, биогоризонт *alphacordatum*.
- Фиг. 22, 23.** *Cardioceras (Scarburgiceras) alphacordatum* Spath. ЯрГПУ D1-125. Дубки, слой 1, 635 см выше подошвы. Зона Mariae, подзона Praecordatum, биогоризонт *alphacordatum*.
- Фиг. 24, 25.** *Cardioceras (Cardioceras) cordatum* (Sowerby). ЯрГПУ К-6. Костино. Зона и подзона Cordatum.
- Фиг. 26.** *Goliathiceras nalivkini* (Borissjak). ЯрГПУ MIV536-2. Дубки, слой 5. Зона Cordatum, подзона Bukowskii.
- Фиг. 27.** *Euaspidoceras subbabeantum* (Orbigny) sensu Jeannet. ЯрГПУ МК1571. Дубки. Зона Lambert, биогоризонт *paucicostatum*.

**Таблица 80** (из [Kiselev et al., 2013])  
 Фигуры даны в натуральную величину

- Фиг. 1-4.** *Peltoceras (Peltomorphites) hoplophorus* (Buckman). Фиг. 1, 2. ЯрГПУ BD2-52. Фиг. 3, 4. BD2-41. Даховская (С. Кавказ), слой 2. Зона Lambert, биогоризонт *paucicostatum*.

- Фиг. 5, 6.** *Peltoceras (Peltoceratoides) williamsoni* (Phillips). ЯрГПУ ВД3-9. Даховская (С. Кавказ), слой 3. Зона *Mariae*, подзона *Scarburgense*.
- Фиг. 7.** *Parapeltoceras borissjaki* (Amanniasov). ЯрГПУ ВД2-54. Даховская (С. Кавказ), слой 2. Зона *Lamberti*, биогоризонт *paucicostatum*.
- Фиг. 8, 9.** *Rursiceras annulosum* (Quenstedt). ЯрГПУ D1-180. Дубки, слой 1, 150 см выше подошвы. Зона и подзона *Lamberti*, биогоризонт *praelamberti*.
- Фиг. 10.** *Peltoceras subtense* (Bean-Leckenby). ЯрГПУ D1-174. Дубки, слой 1, 150 см выше подошвы. Зона *Lamberti*, биогоризонт *paucicostatum*.
- Фиг. 11, 12.** *Paraspidoceras interninodatum* Zeiss. ЯрГПУ ВД2-37. Даховская (С. Кавказ), слой 2. Зона *Lamberti*, биогоризонт *paucicostatum*.
- Фиг. 13, 14.** *Alligaticeras* cf. *pseudograciousus* Arkell. ЯрГПУ ВД2-58. Даховская (С. Кавказ), слой 2. Зона *Lamberti*, биогоризонт *paucicostatum*.
- Фиг. 15, 16.** *Putealicerias schumacheri* (Noetling). ЯрГПУ ВД2-26. Даховская (С. Кавказ), слой 2. Зона *Lamberti*, биогоризонт *paucicostatum*.
- Фиг. 17.** *Cardioceras (Scarburgiceras) scarburgense* (Young et Bird). ЯрГПУ N-1. Никитино. Зона *Mariae*, подзона *Scarburgense*.
- Фиг. 18, 19.** *Lamberticeras henrici* (Douville). ЯрГПУ D1-4. Дубки, слой 1, 120 см выше подошвы. Зона *Lamberti*, подзона *Henrici*.
- Фиг. 20, 21.** *Lamberticeras lamberti* (Sowerby) / *pseudolamberti* (Sintzow). ЯрГПУ МК408. Дубки, слой 1, 420 см выше подошвы. Зона *Lamberti*, кровля биогоризонта *lamberti*.

#### Таблица 81

Фигуры даны в натуральную величину

- Фиг. 1-4.** *Cadoceras (Rondiceras) milashevici milashevici* (Nikitin). **Фиг. 1а,б.** Оригинал *Cadoceras sysolae* Khudyaev, ЦНИГР Музей, экз. № 1/2462 (паралектотип). Келловей, разрез у с. Вотча, р. Сысола. **Фиг. 2.** Оригинал *Cadoceras sysolae* Khudyaev, ЦНИГР Музей, экз. № 2/2462 (лектотип). Келловей, разрез у с. Вотча, р. Сысола. **Фиг. 3.** Оригинал *Stephanoceras Milashevici* (Никитин, 1881, т. VII(III), ф. 25), ЦНИГР Музей, экз. № 60/1369 (лектотип). Средний келловей окрестностей Рыбинска, с. Льговец. **Фиг. 4.** Оригинал *Stephanoceras compressum* (Никитин, 1881, т. VII(III), ф. 27), ЦНИГР Музей (лектотип). Средний келловей окрестностей Рыбинска, д. Болобаново.

#### Таблица 82

Фигуры даны в натуральную величину

- Фиг. 1а-е.** *Cadochamoussetia tschernyschewi* (Sok.). экз. ЯрГПУ Т-15; **Фиг. 1а,б.** КЖК с конечной апертурой и пережимом. **Фиг. 1в-е** – внутренние обороты на кадиконической стадии. Респ. Коми, р. Цильма, д. Трусово, нижний келловей, зона *Subpatruus*, биогоризонт *tschernyschewi*.

Таблица 1

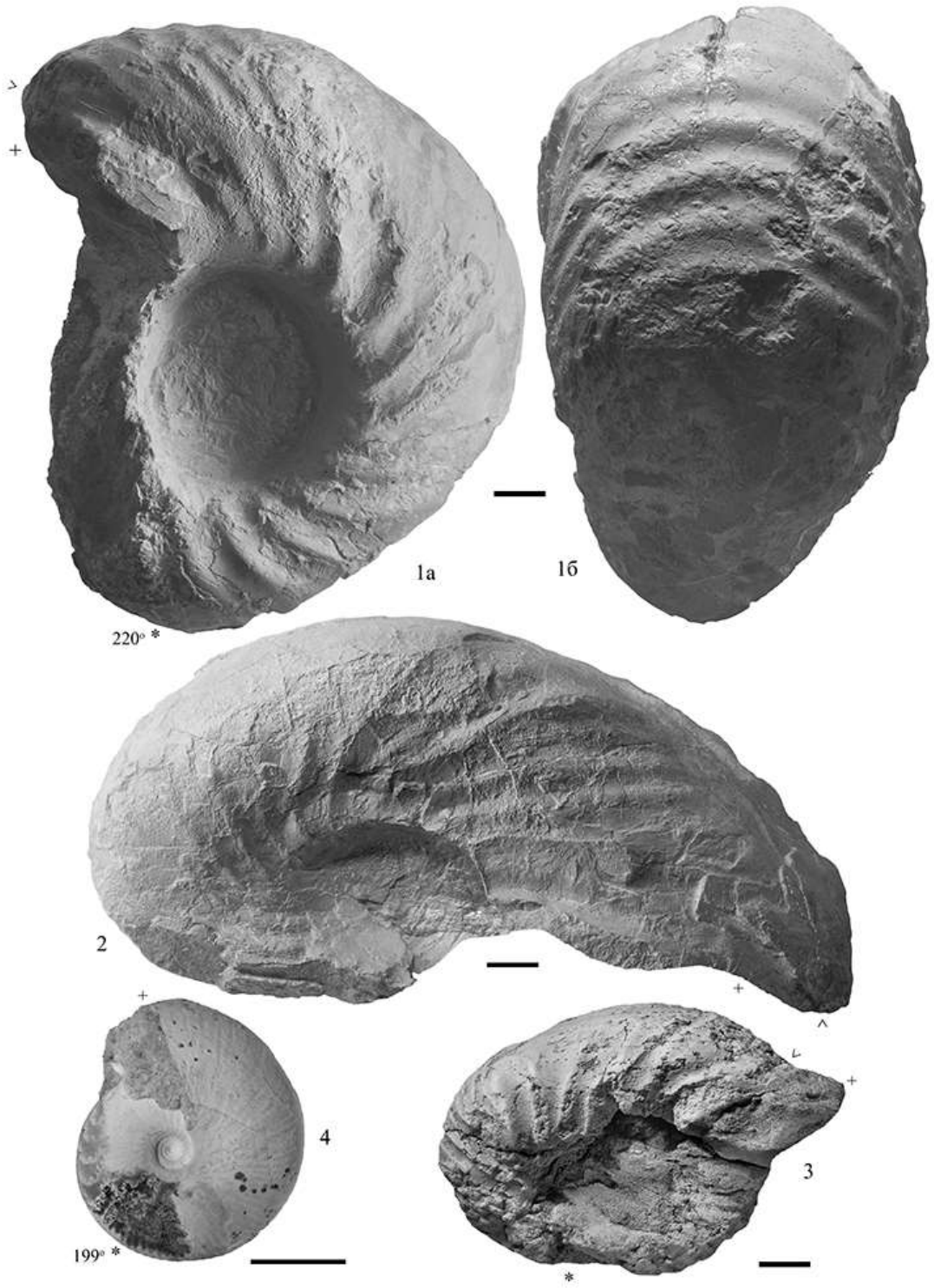


Таблица 2

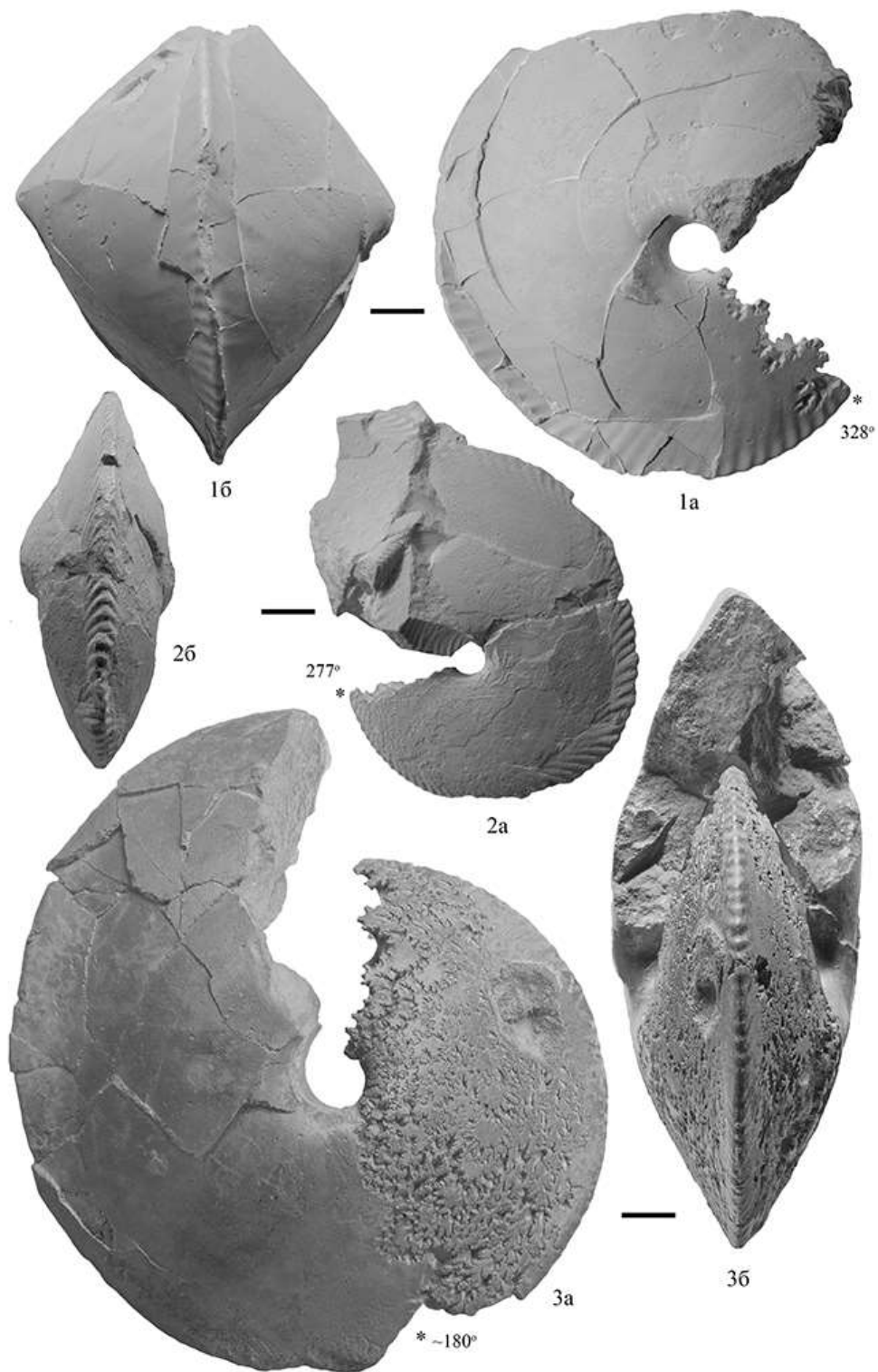


Таблица 3

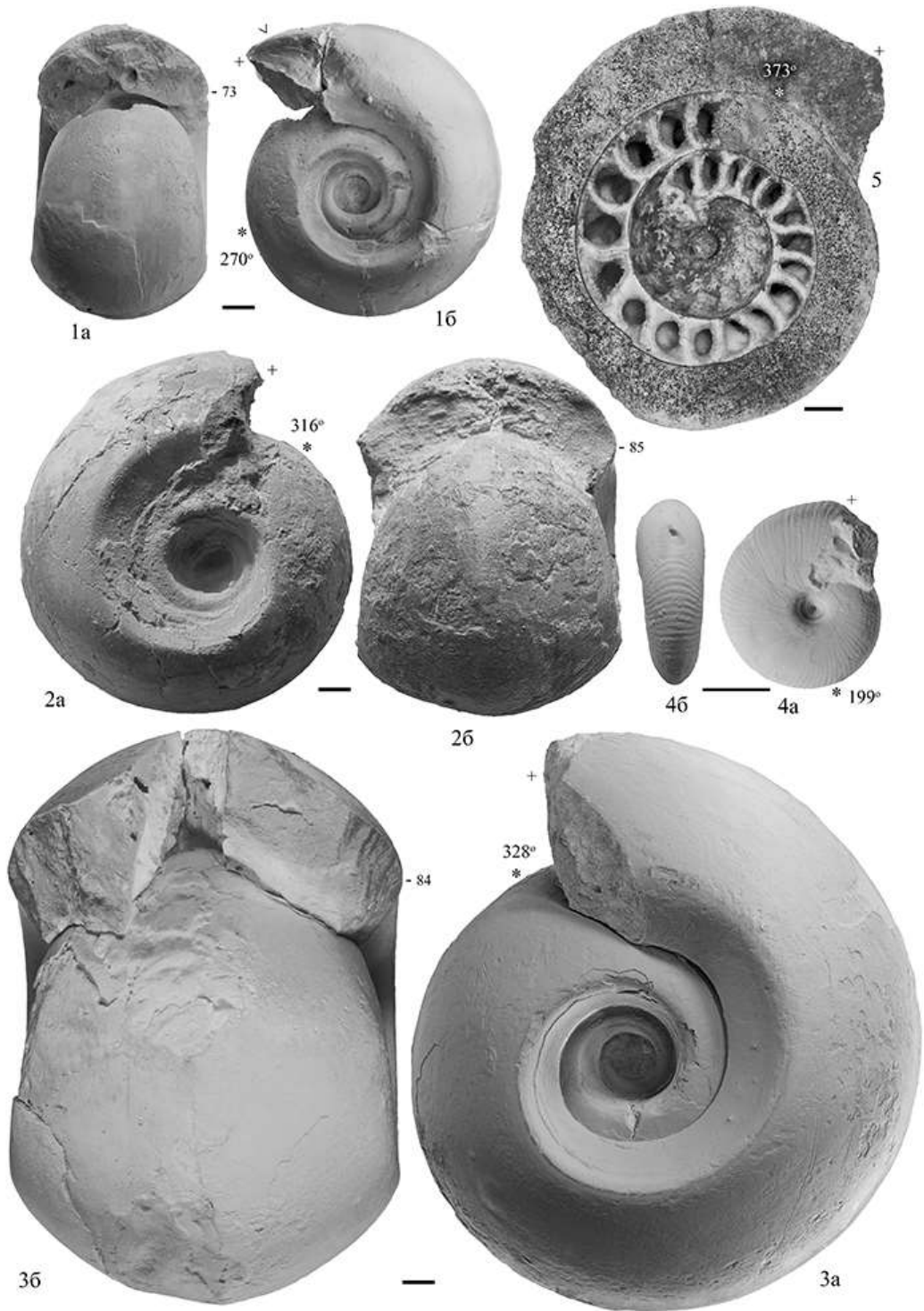


Таблица 4

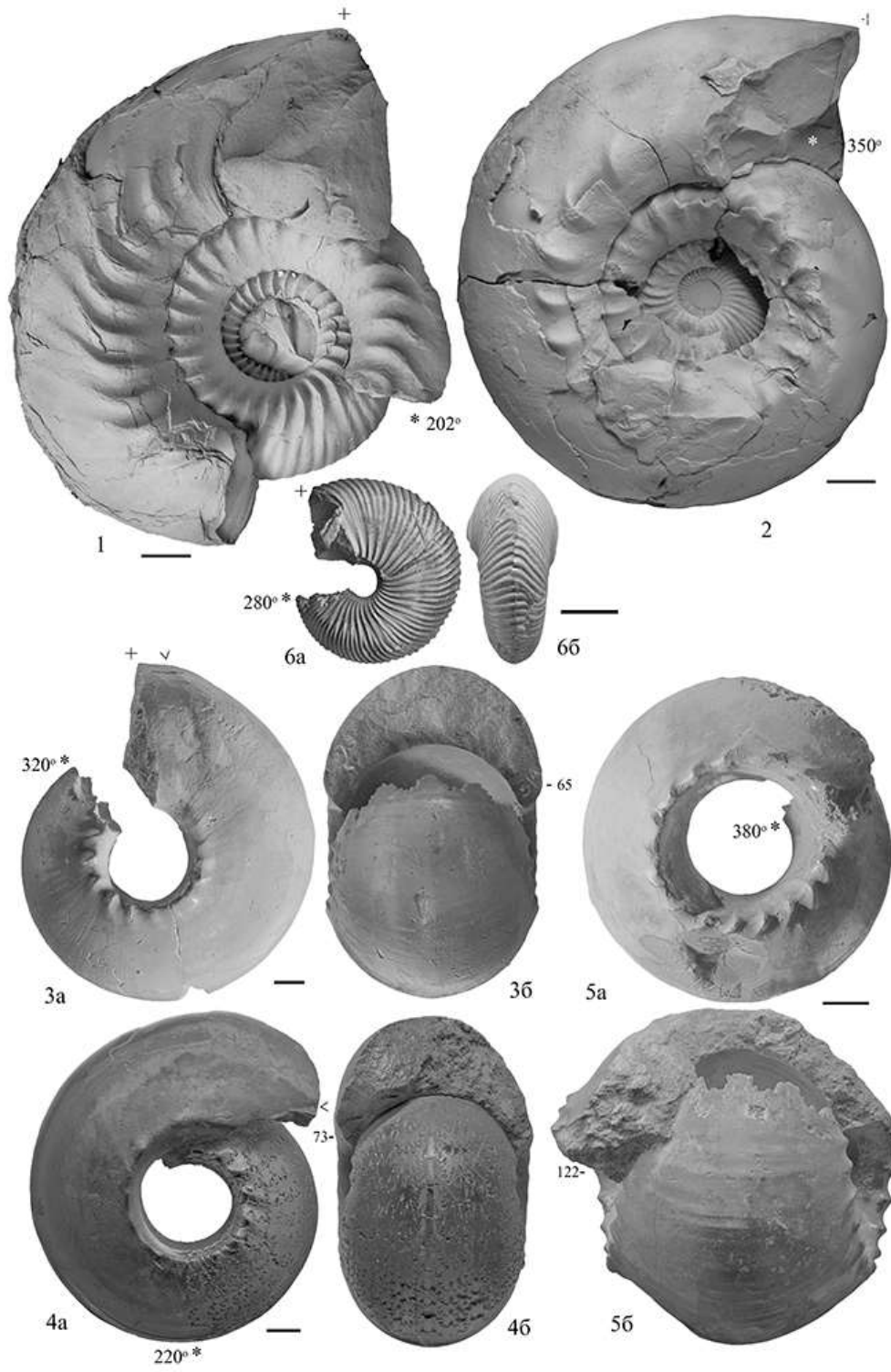


Таблица 5

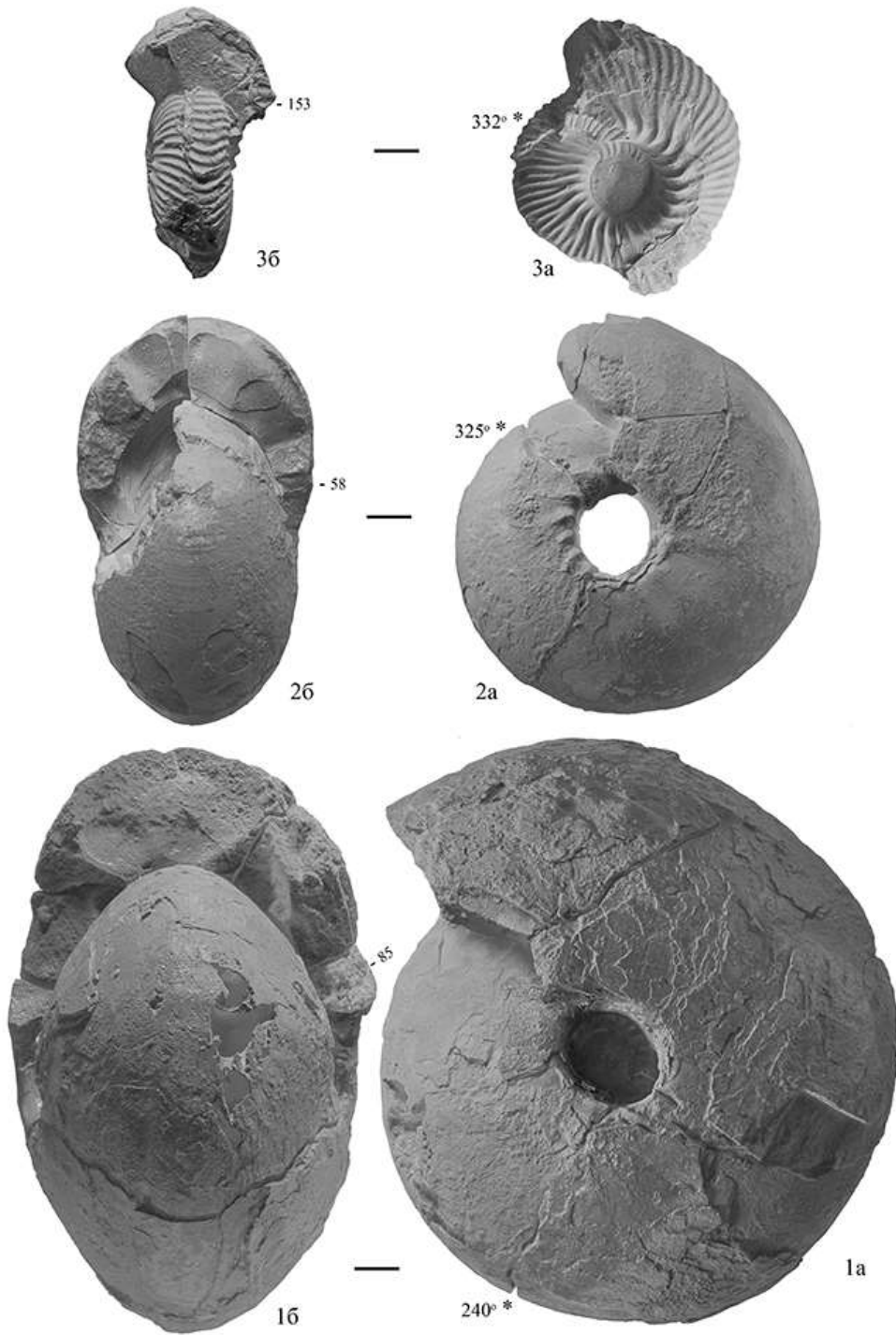




Таблица 6

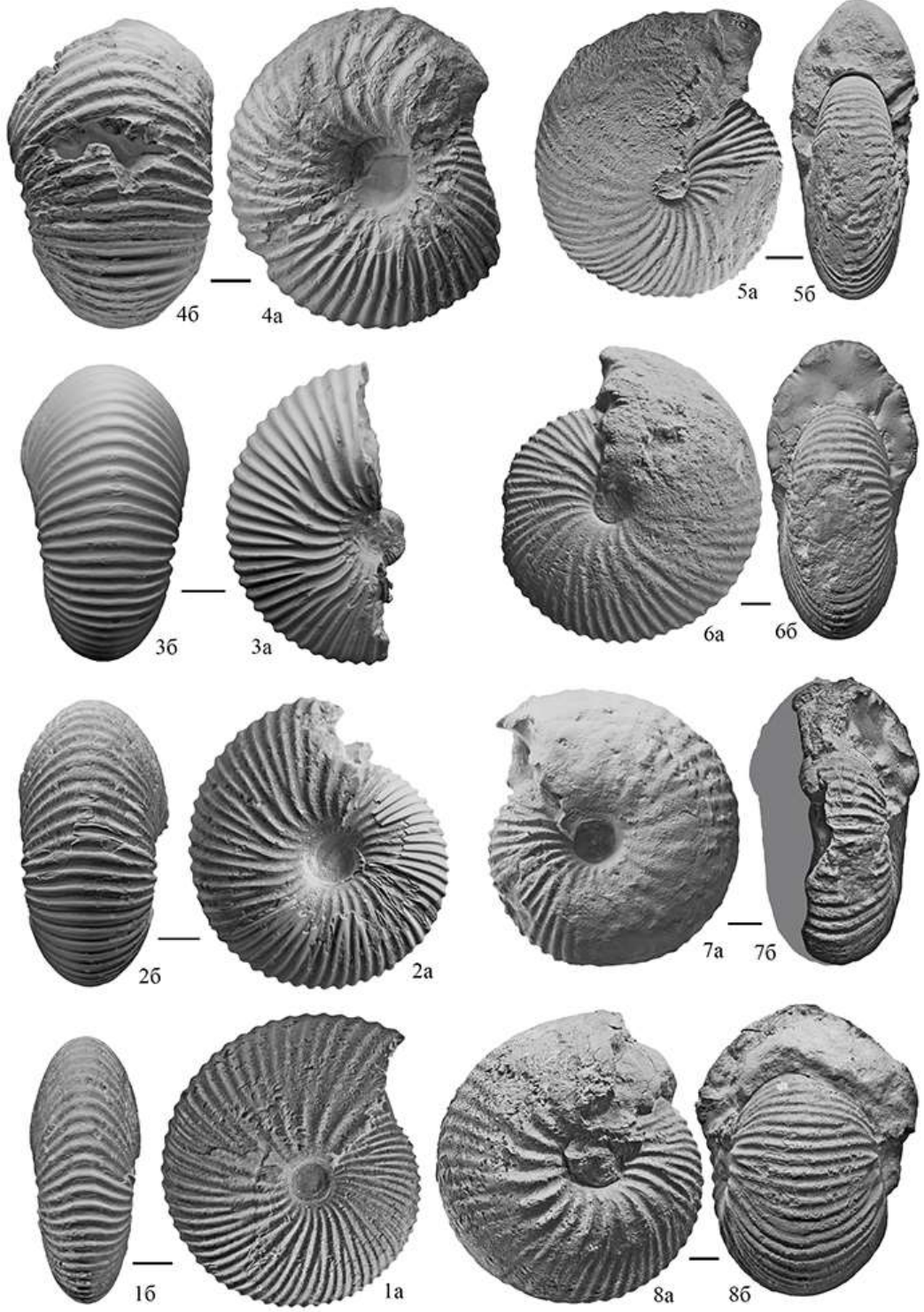




Таблица 7



Таблица 8



Таблица 9

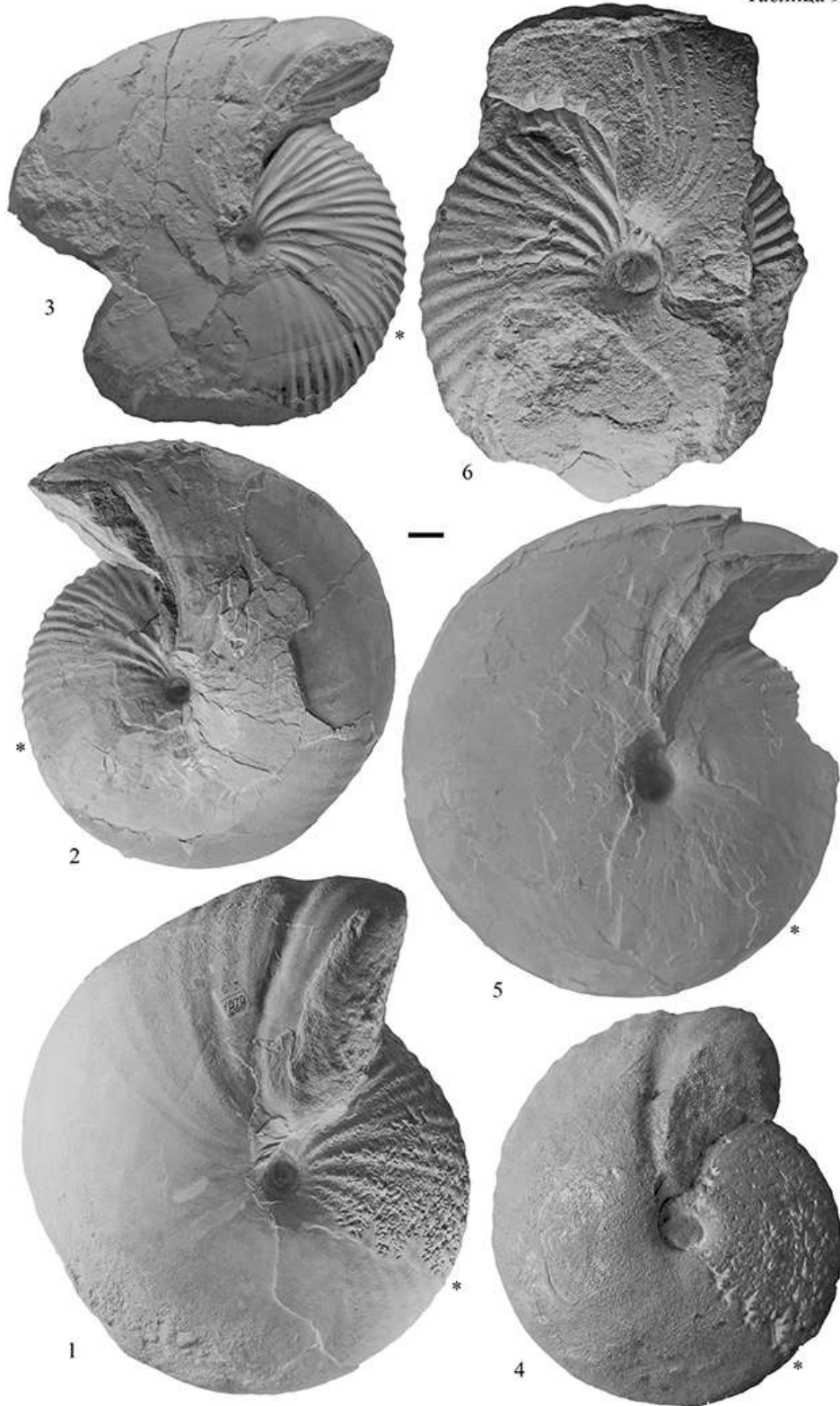


Таблица 10

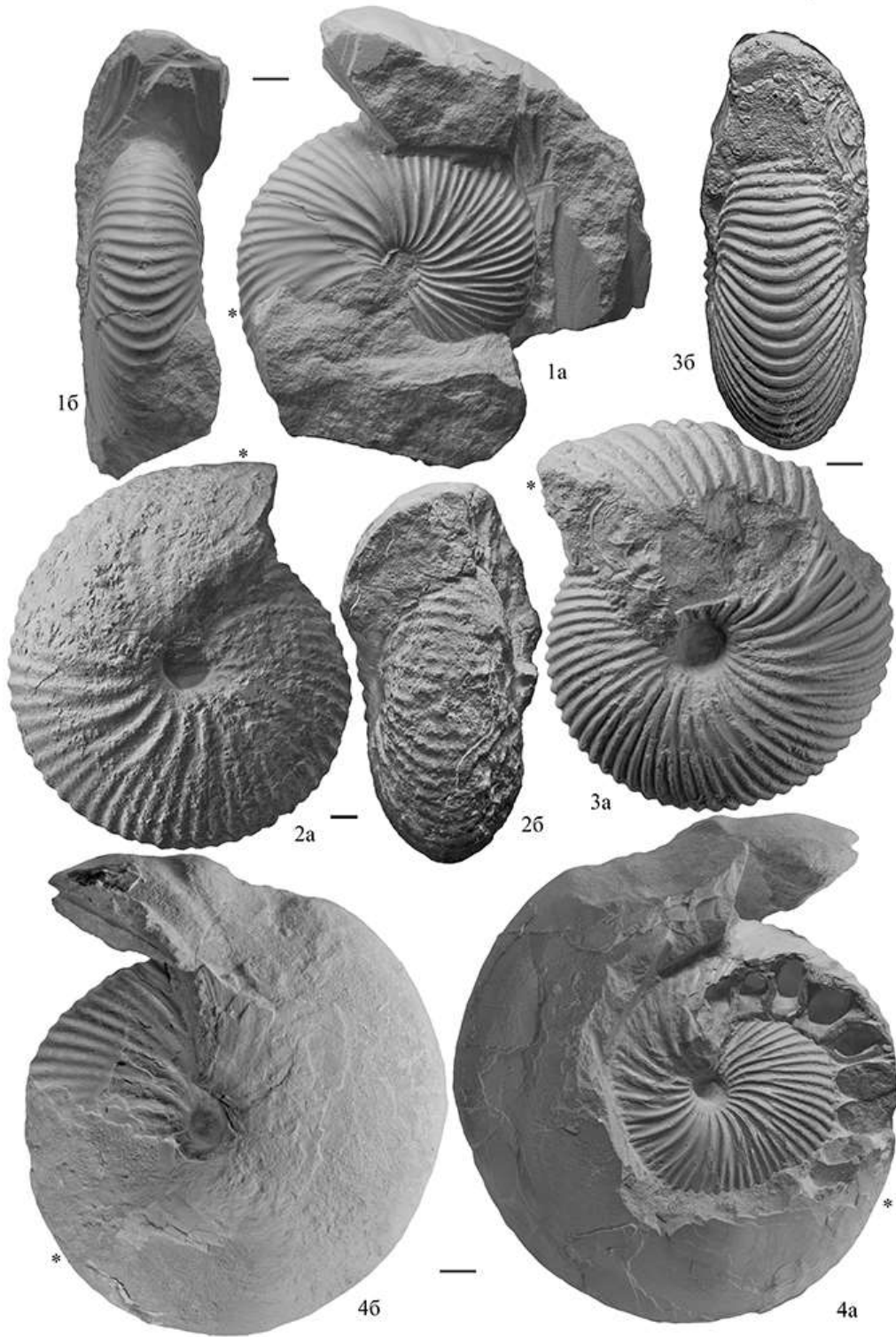


Таблица 11

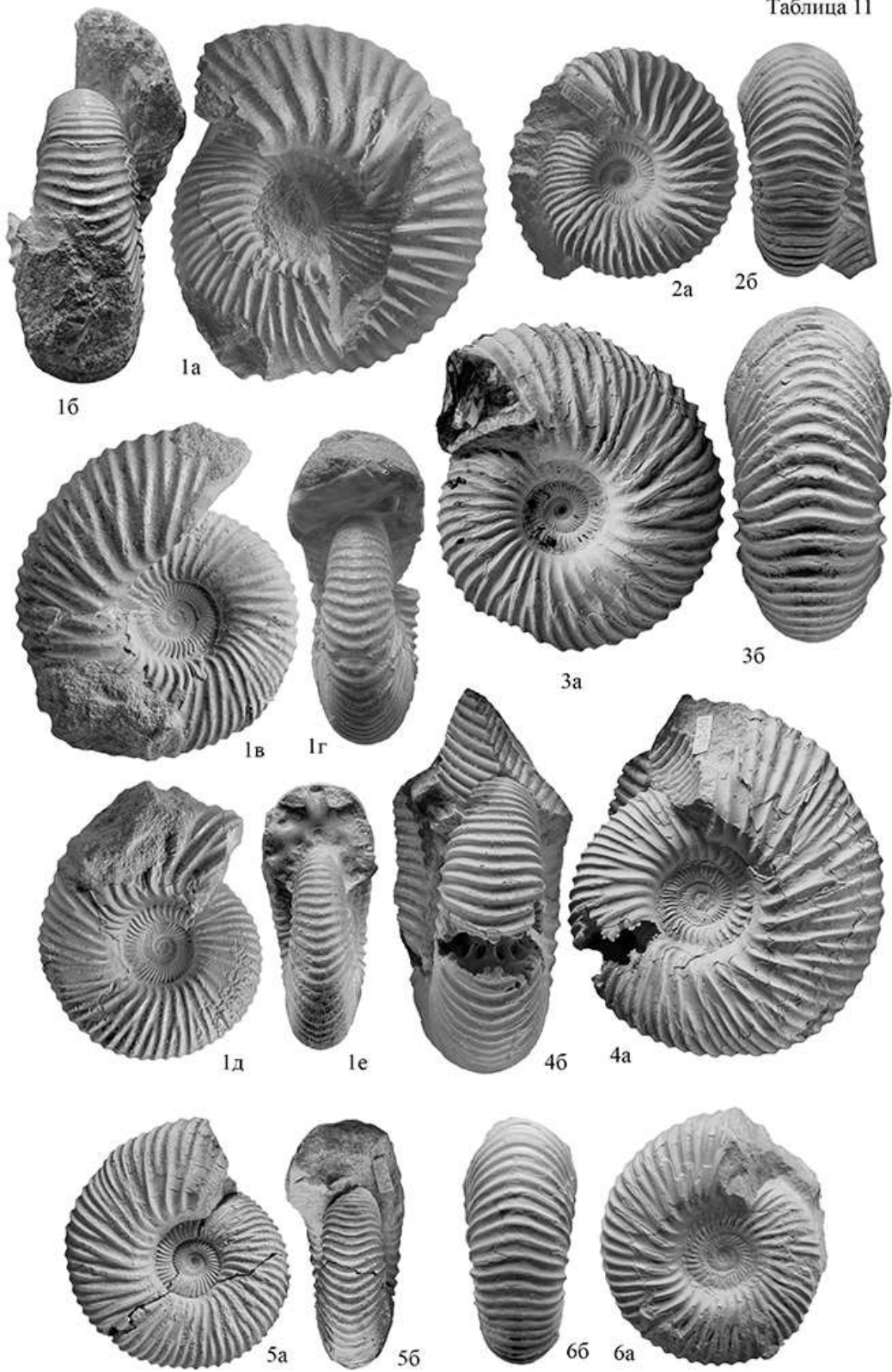


Таблица 12

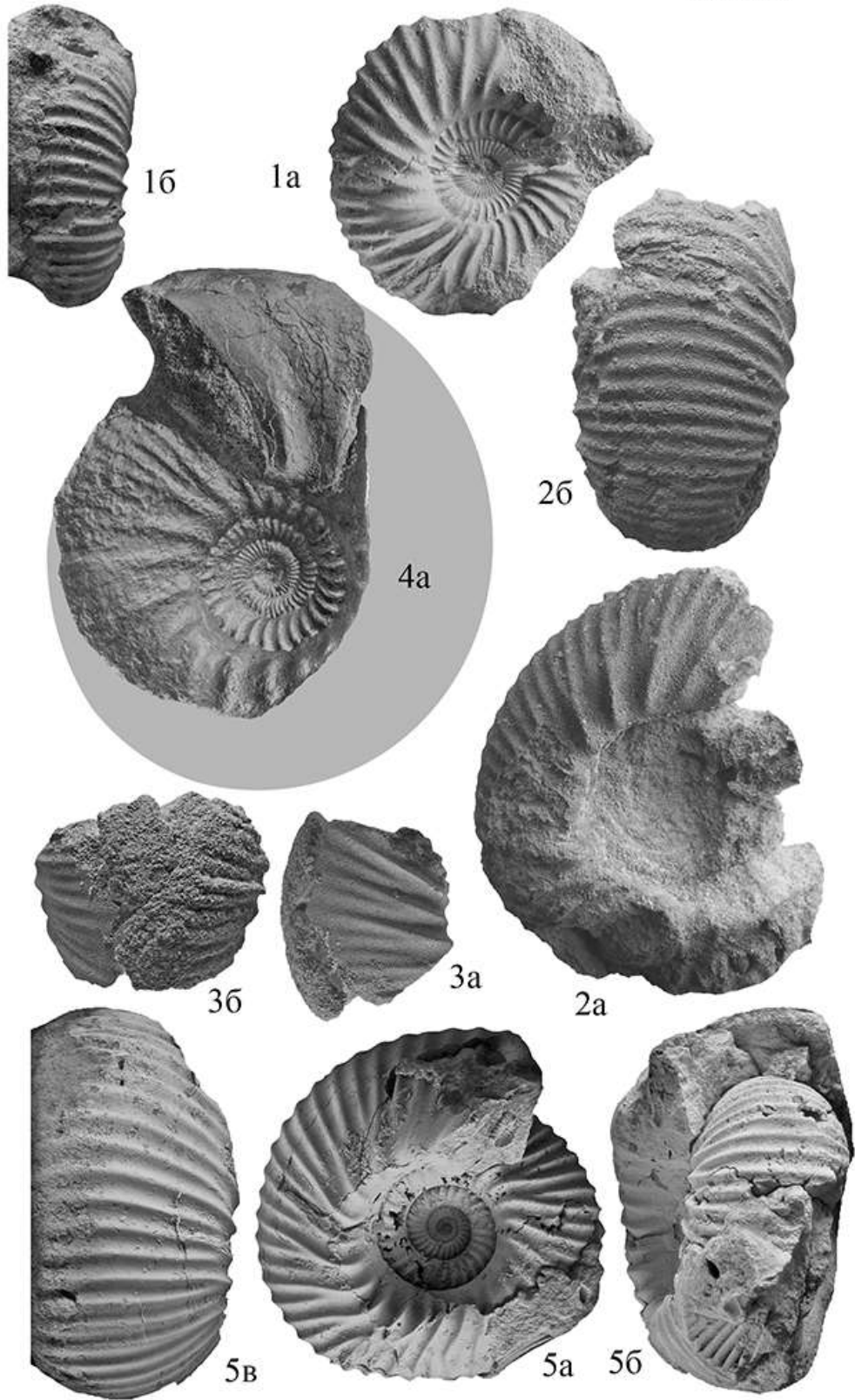




Таблица 13

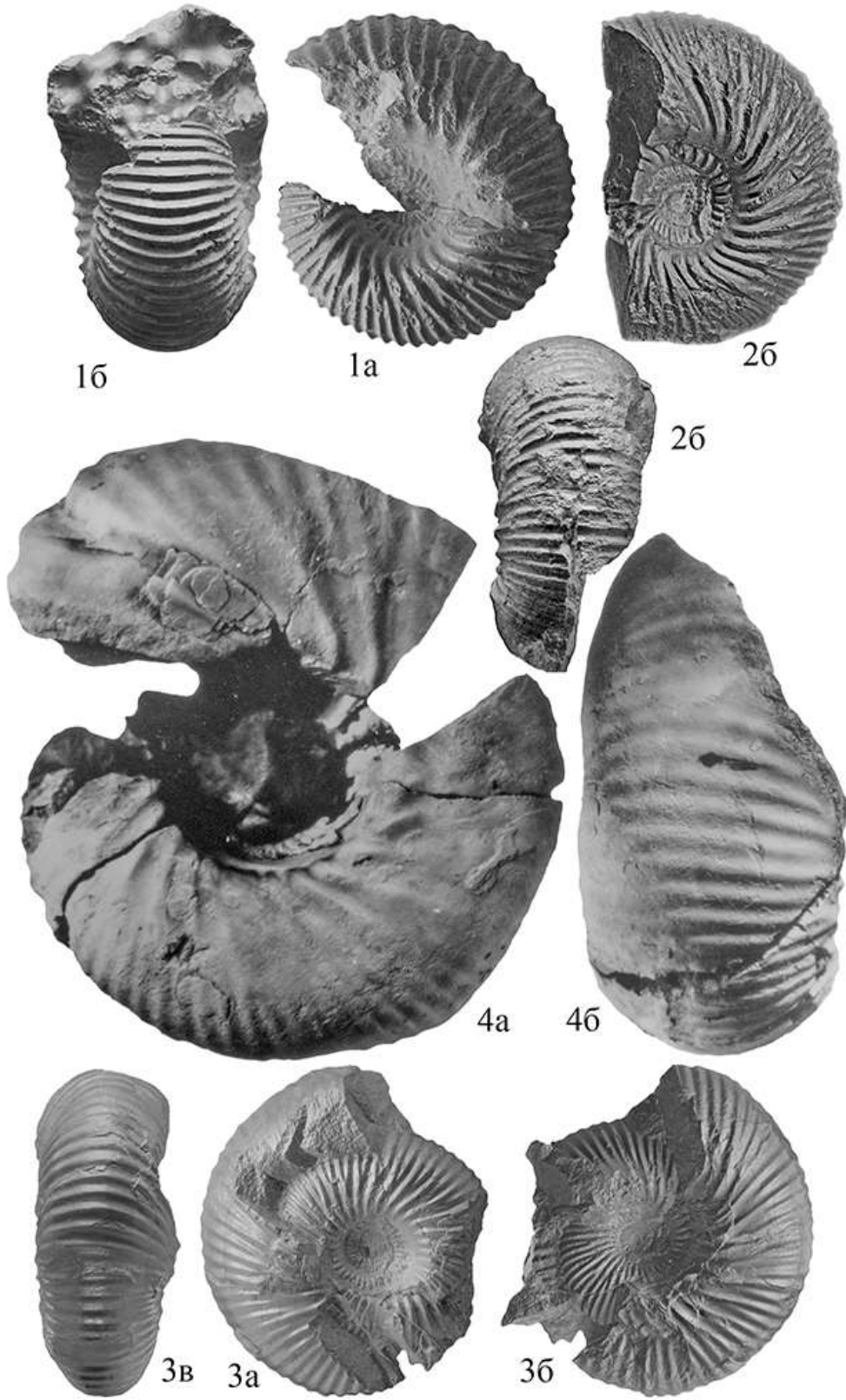
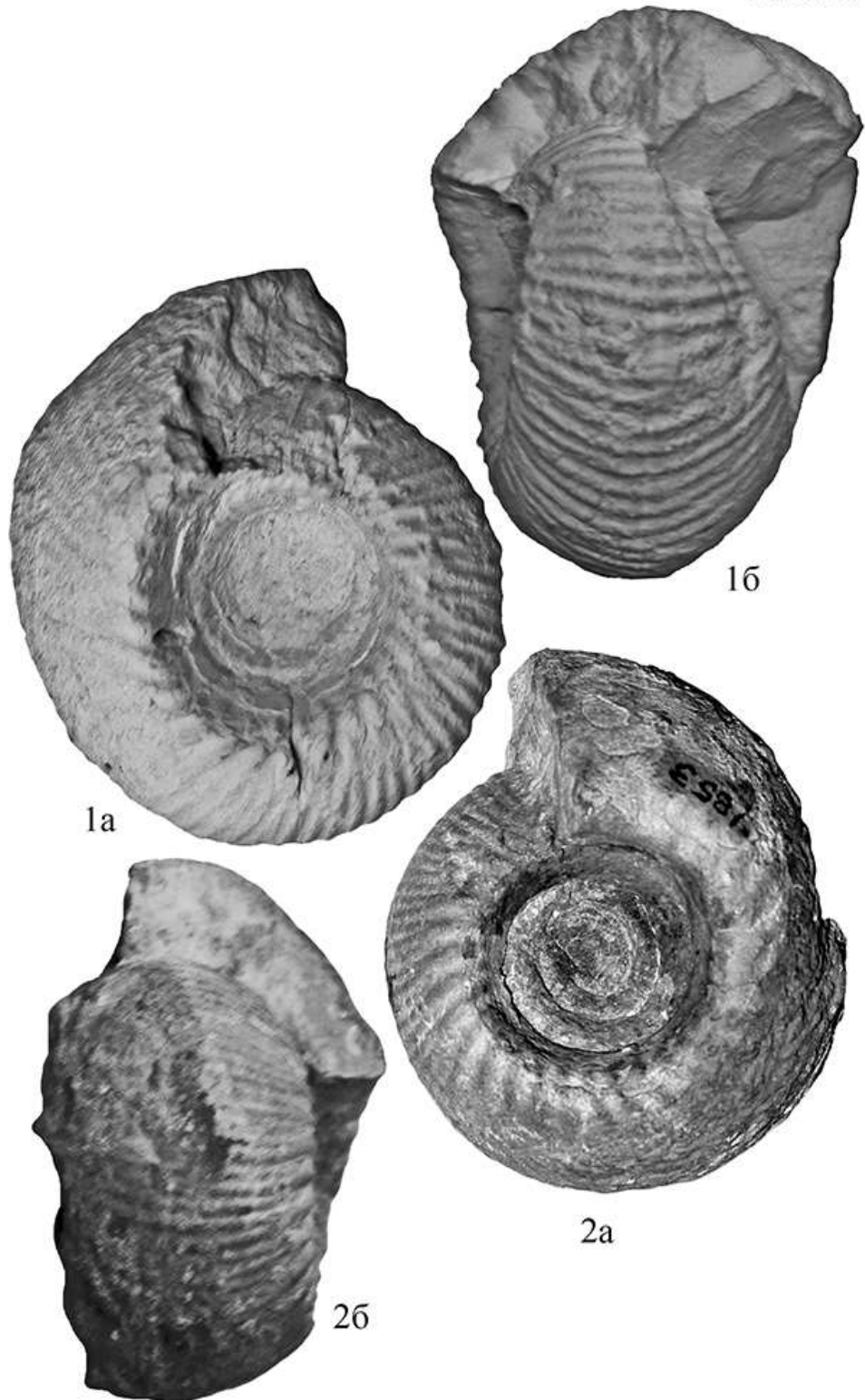
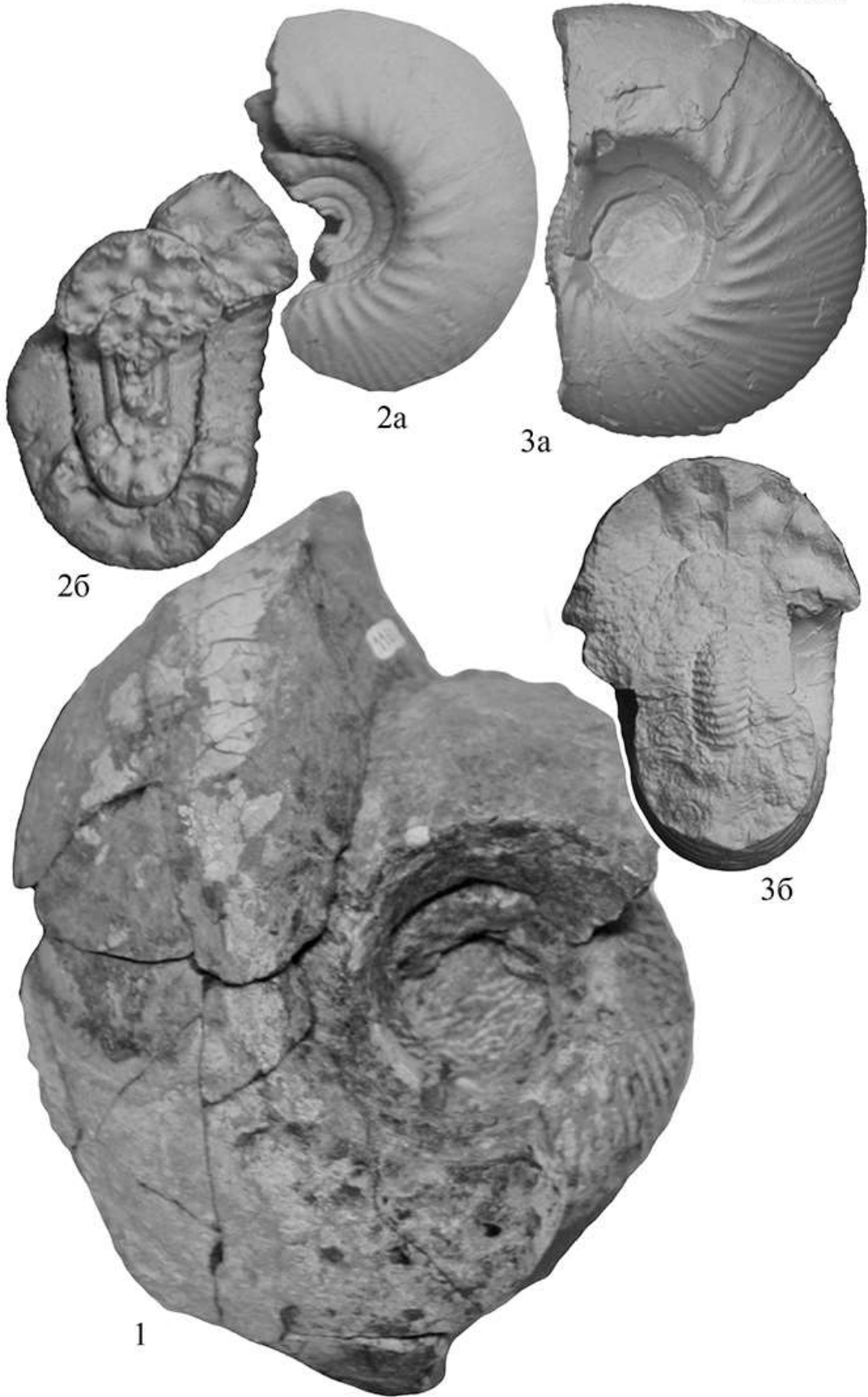
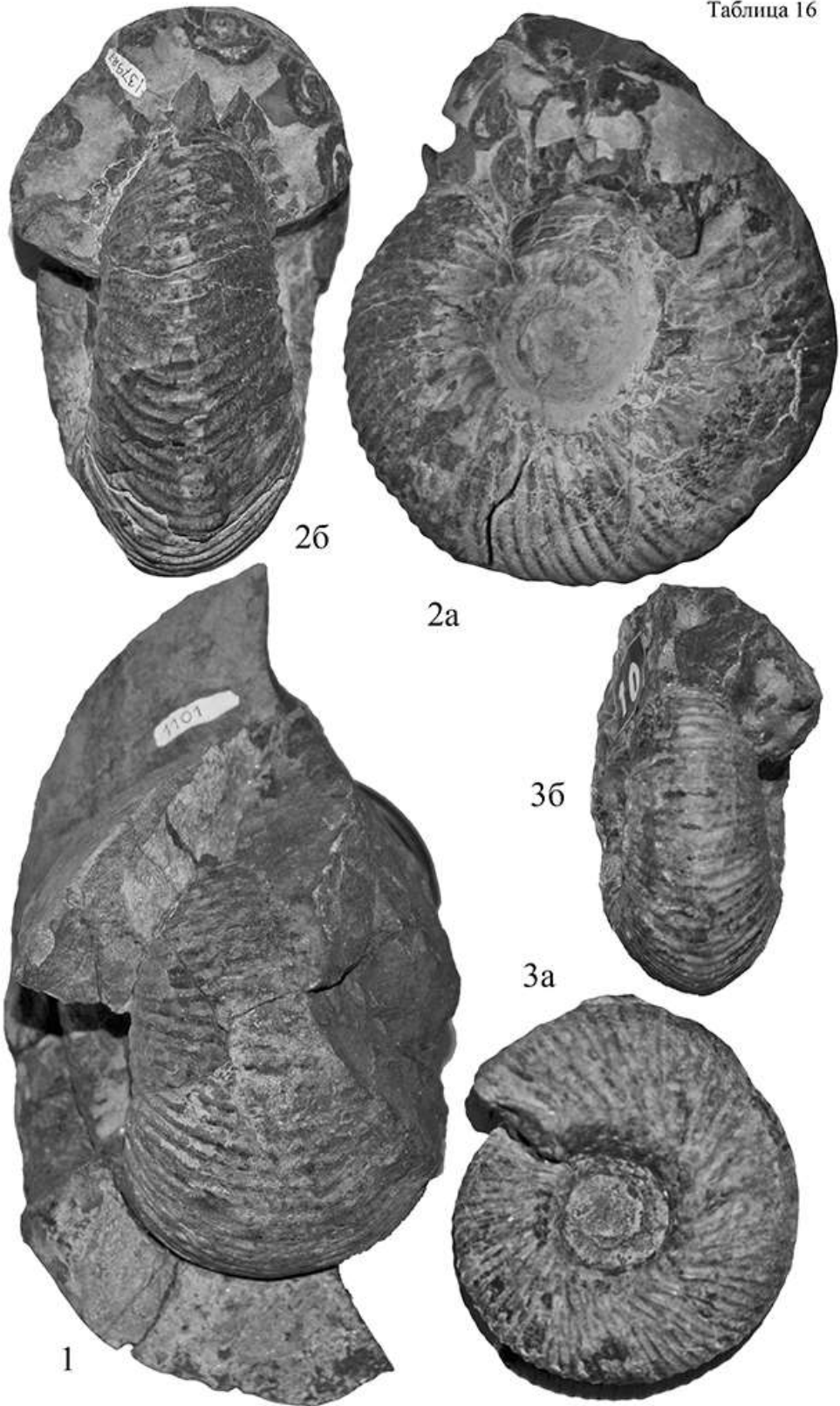


Таблица 14









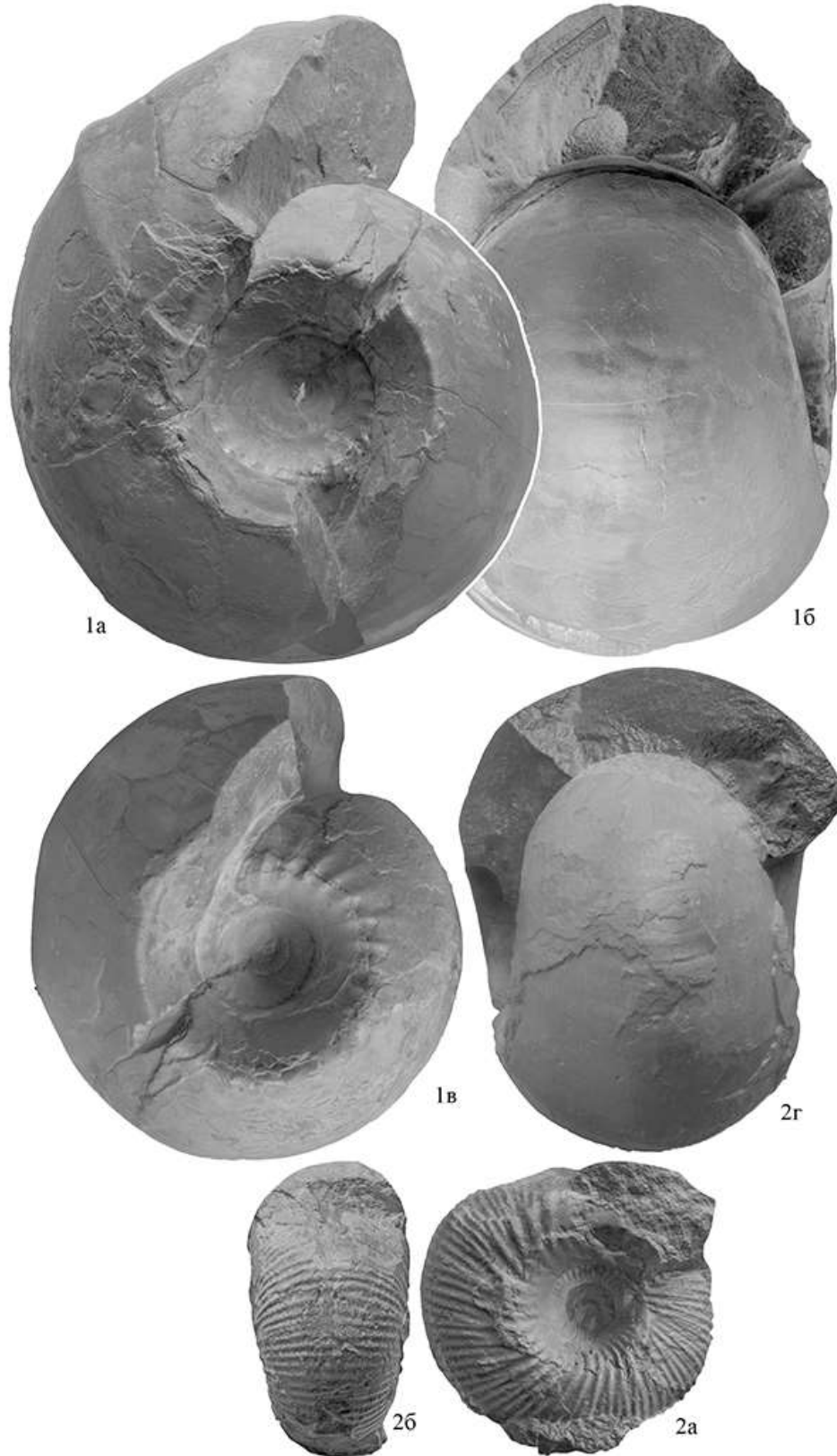


Таблица 18

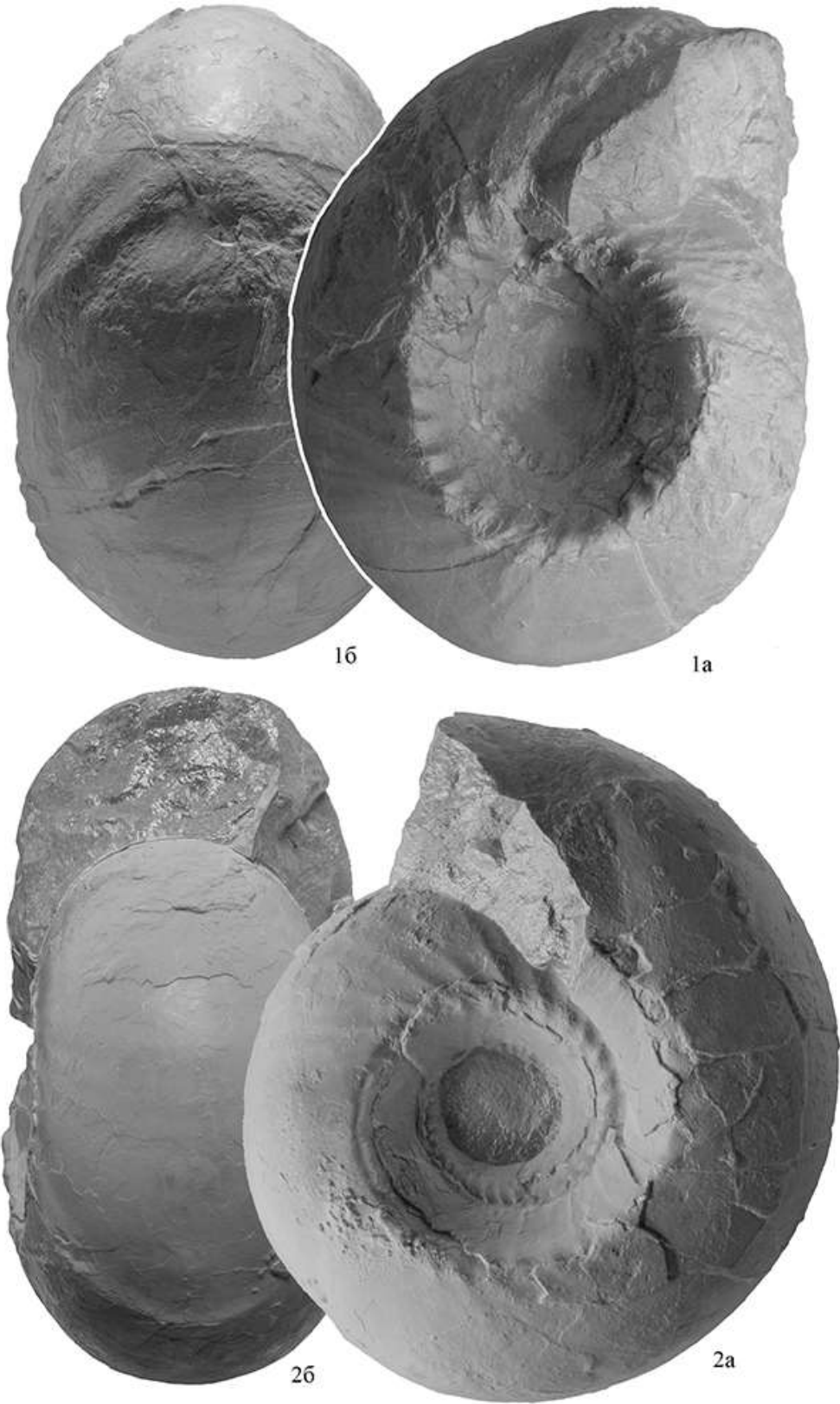
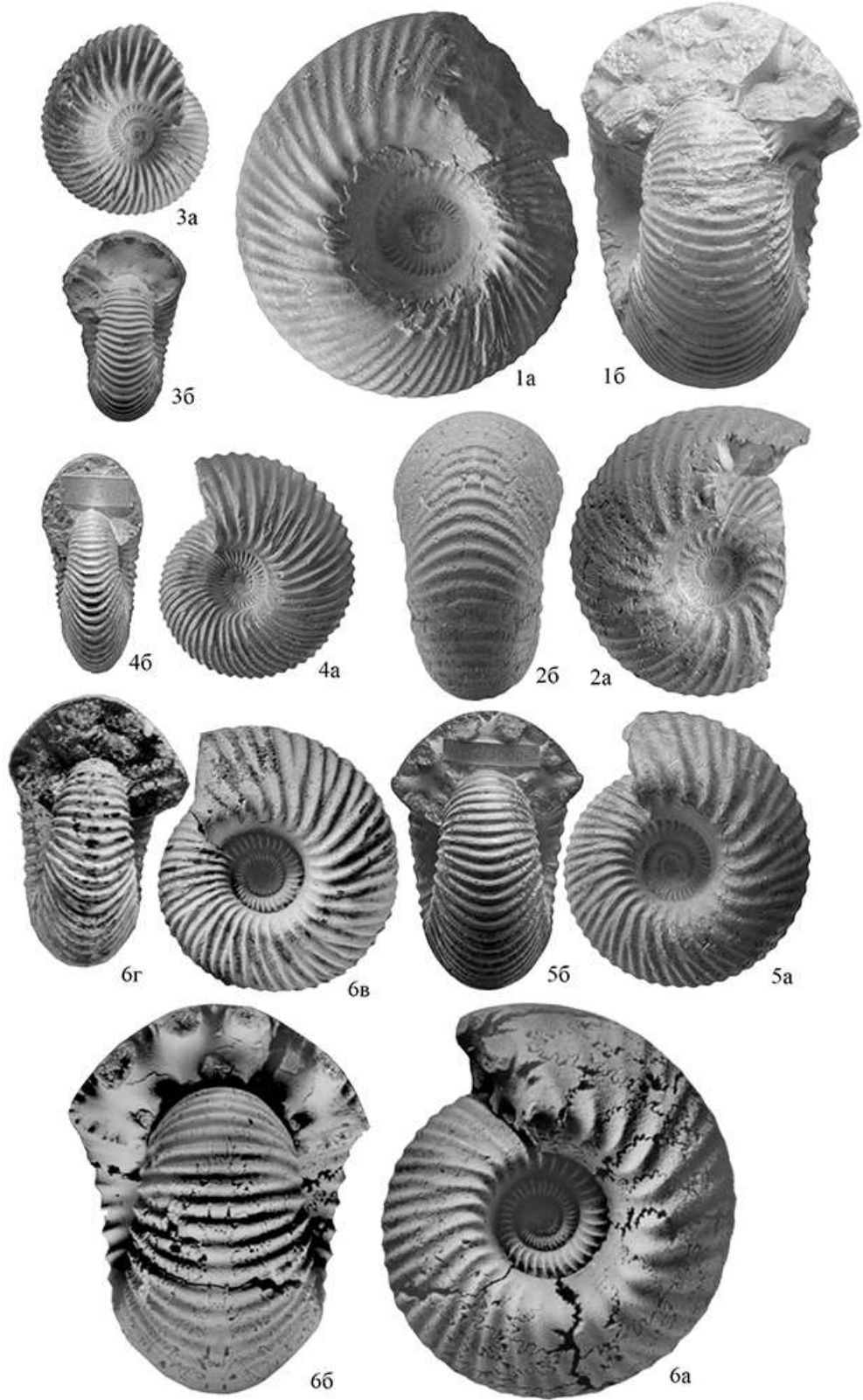
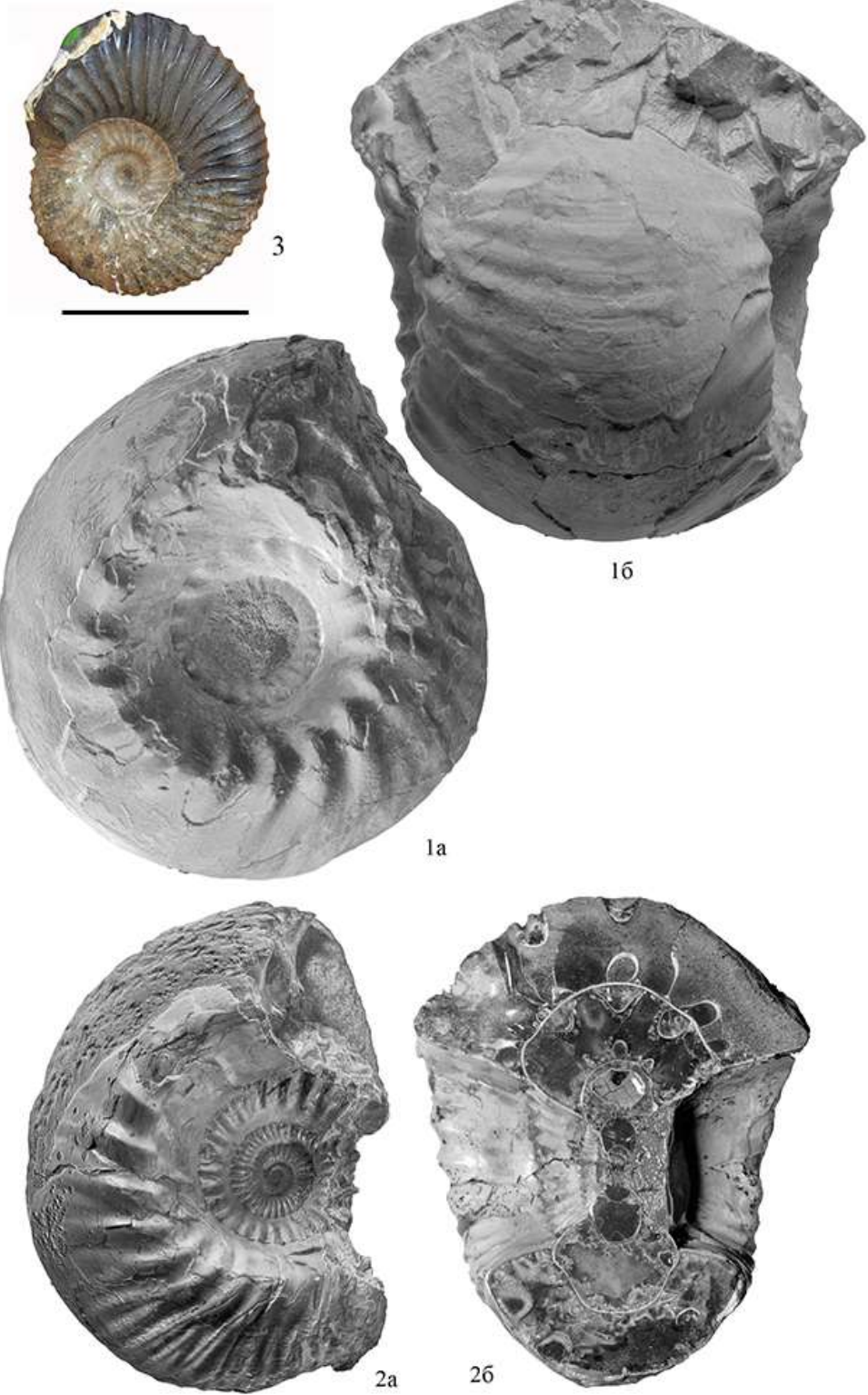


Таблица 19







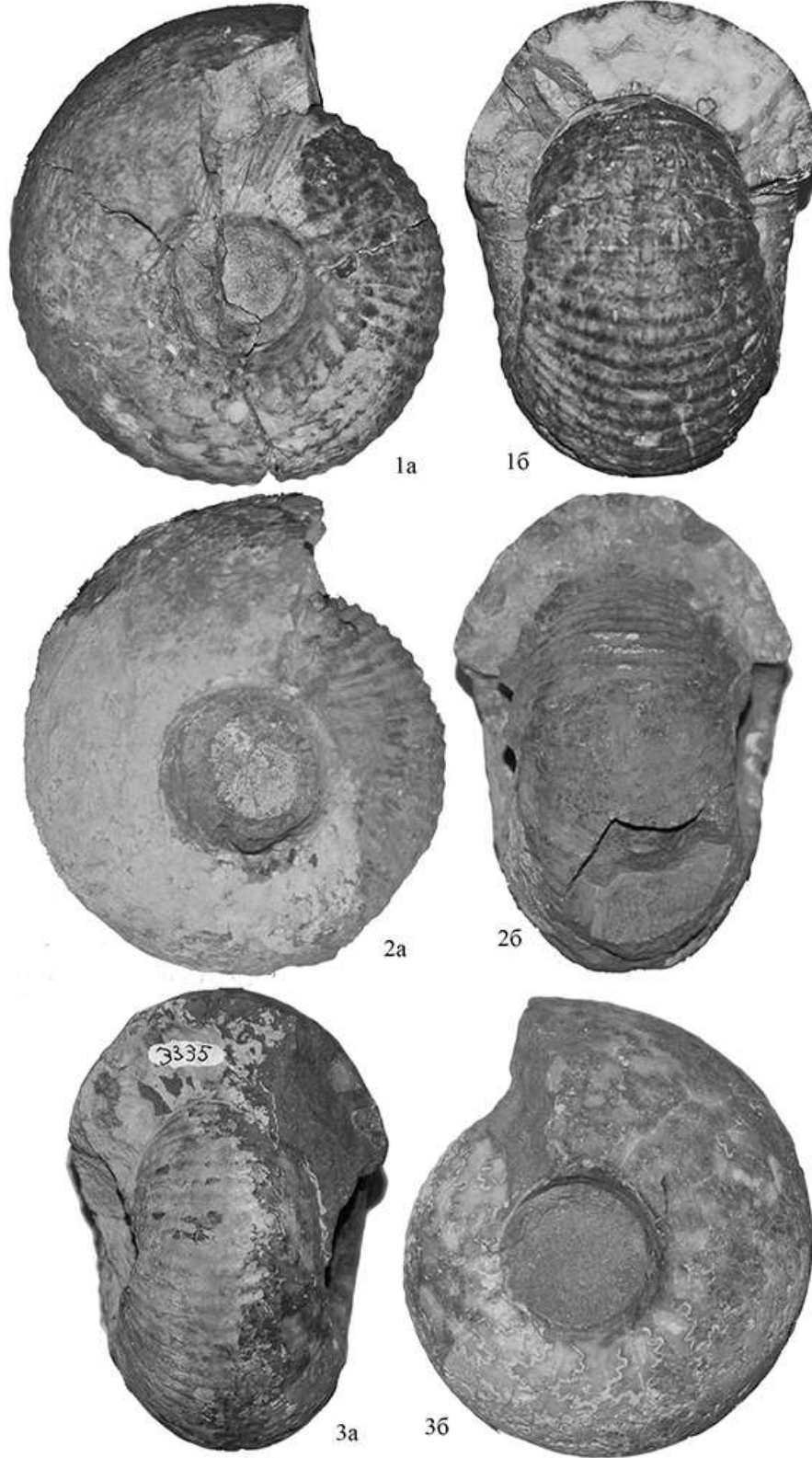






Таблица 23

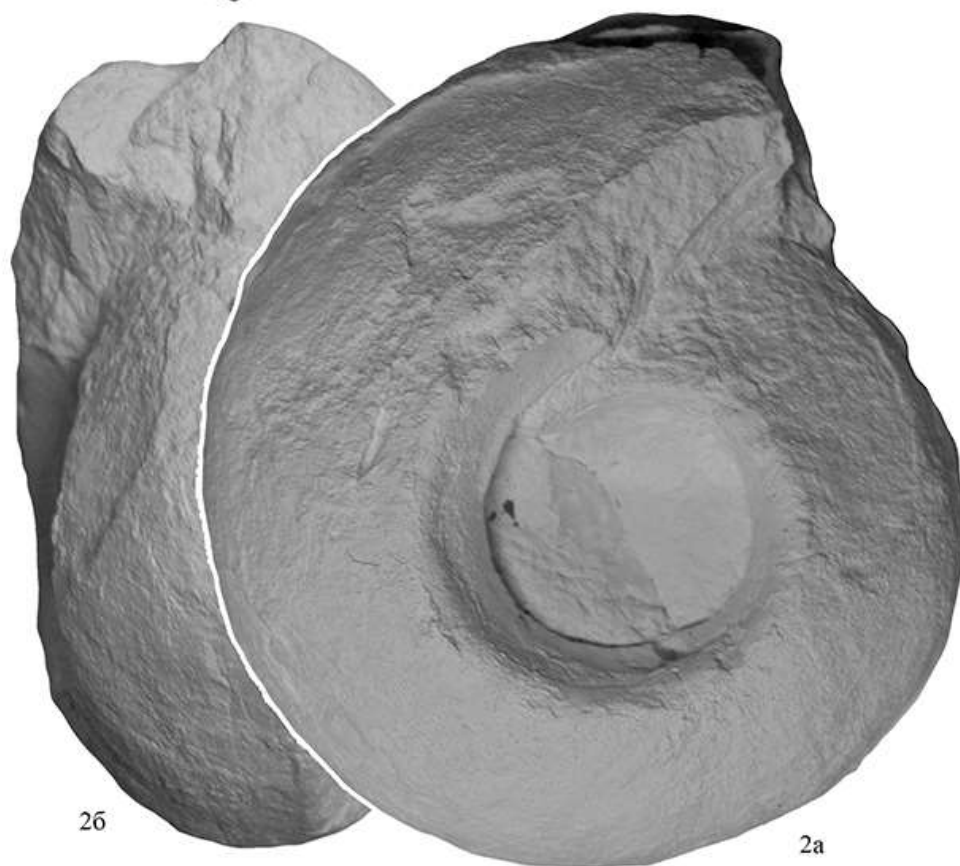
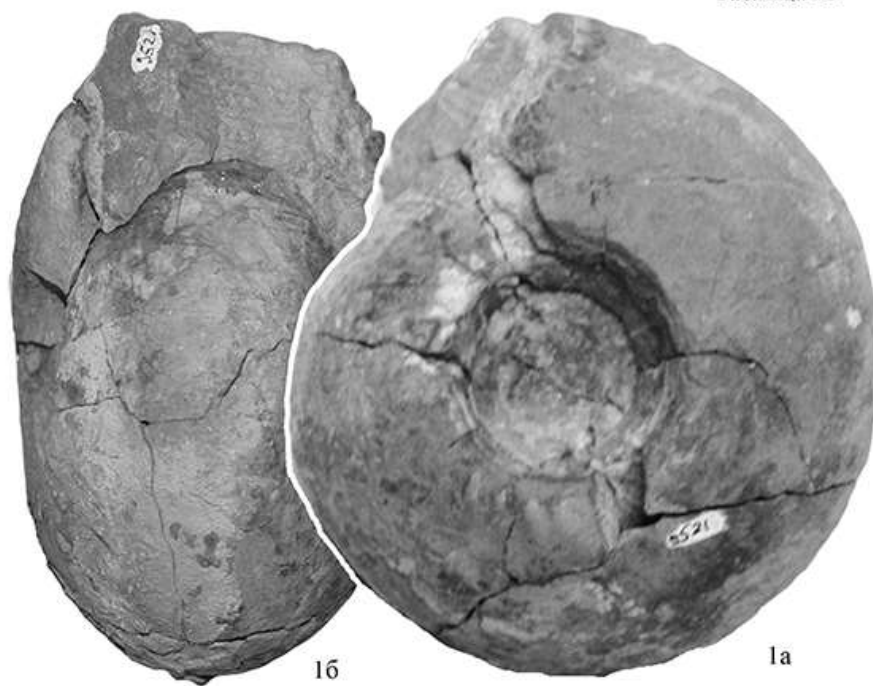


Таблица 24



Таблица 25

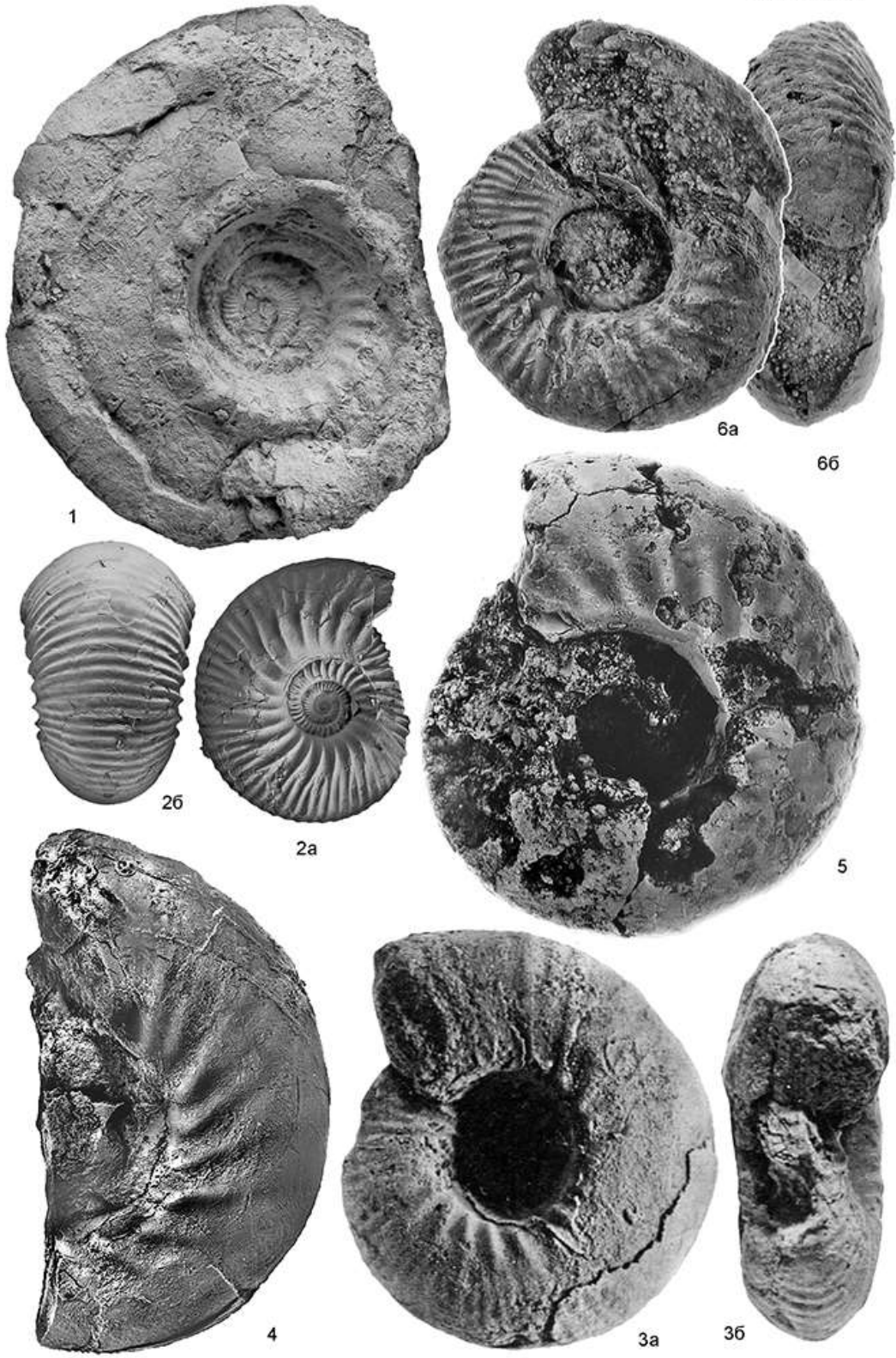


Таблица 26

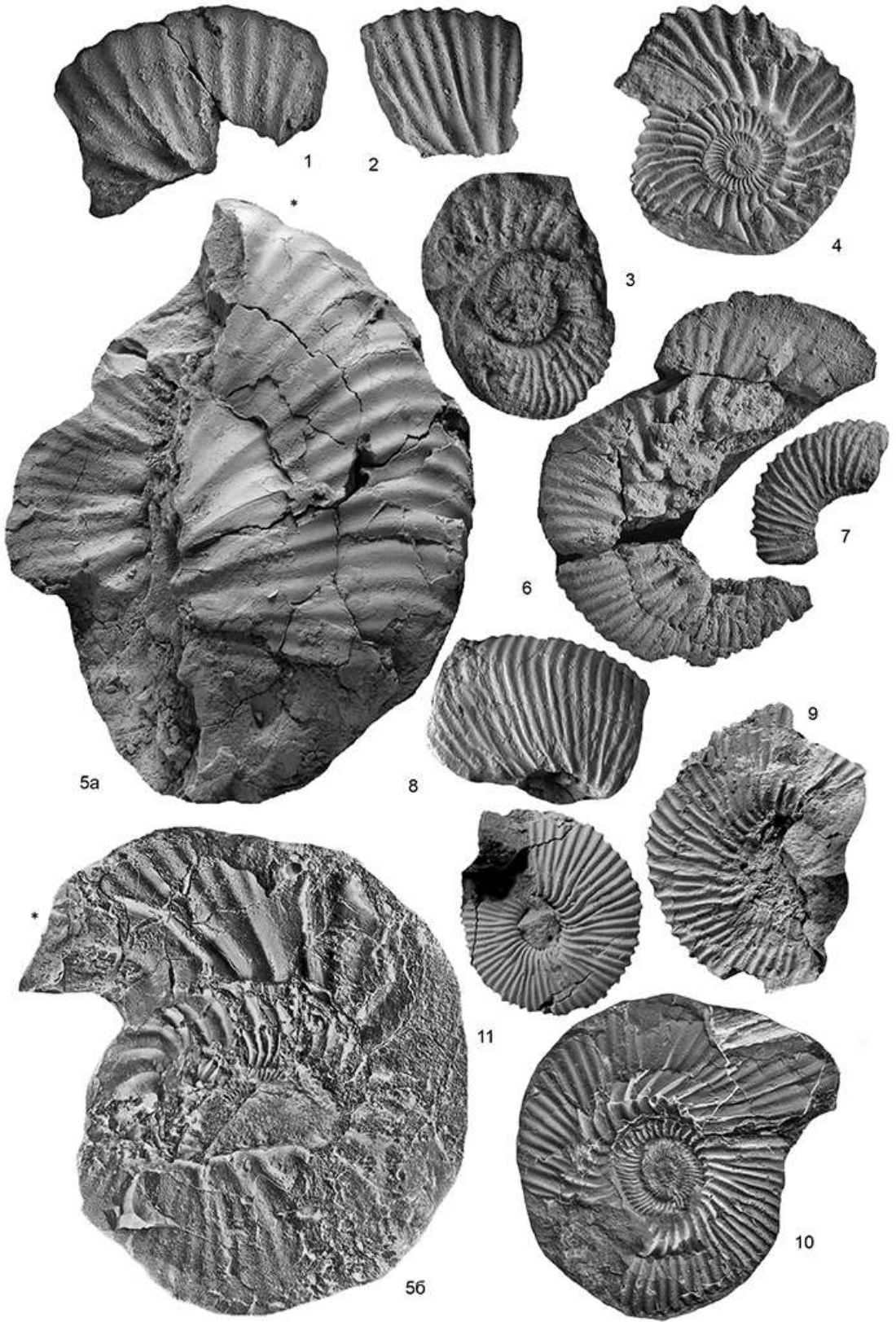


Таблица 27



1a



36



3a



16



26



2a



Таблица 28

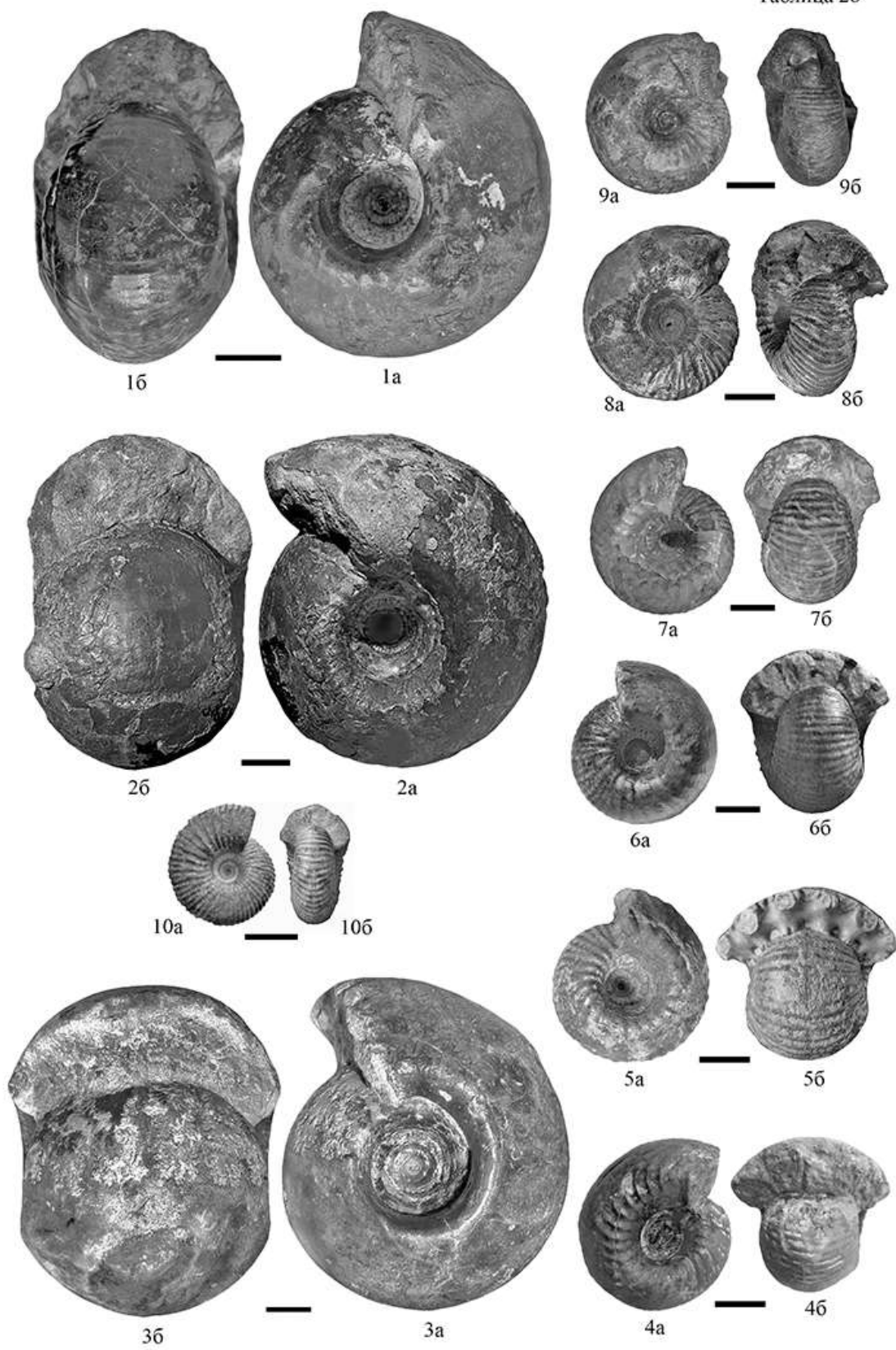


Таблица 29

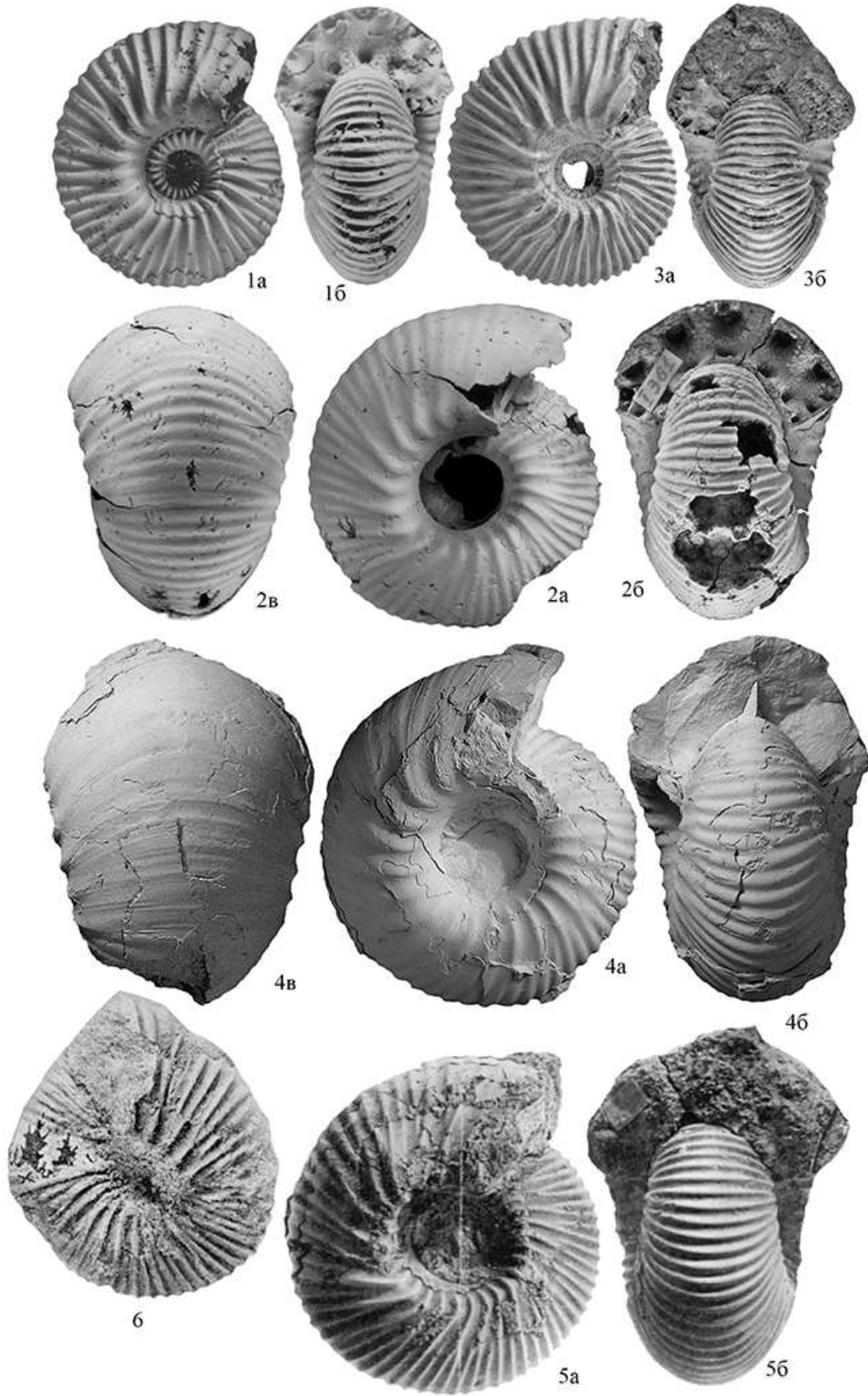


Таблица 30

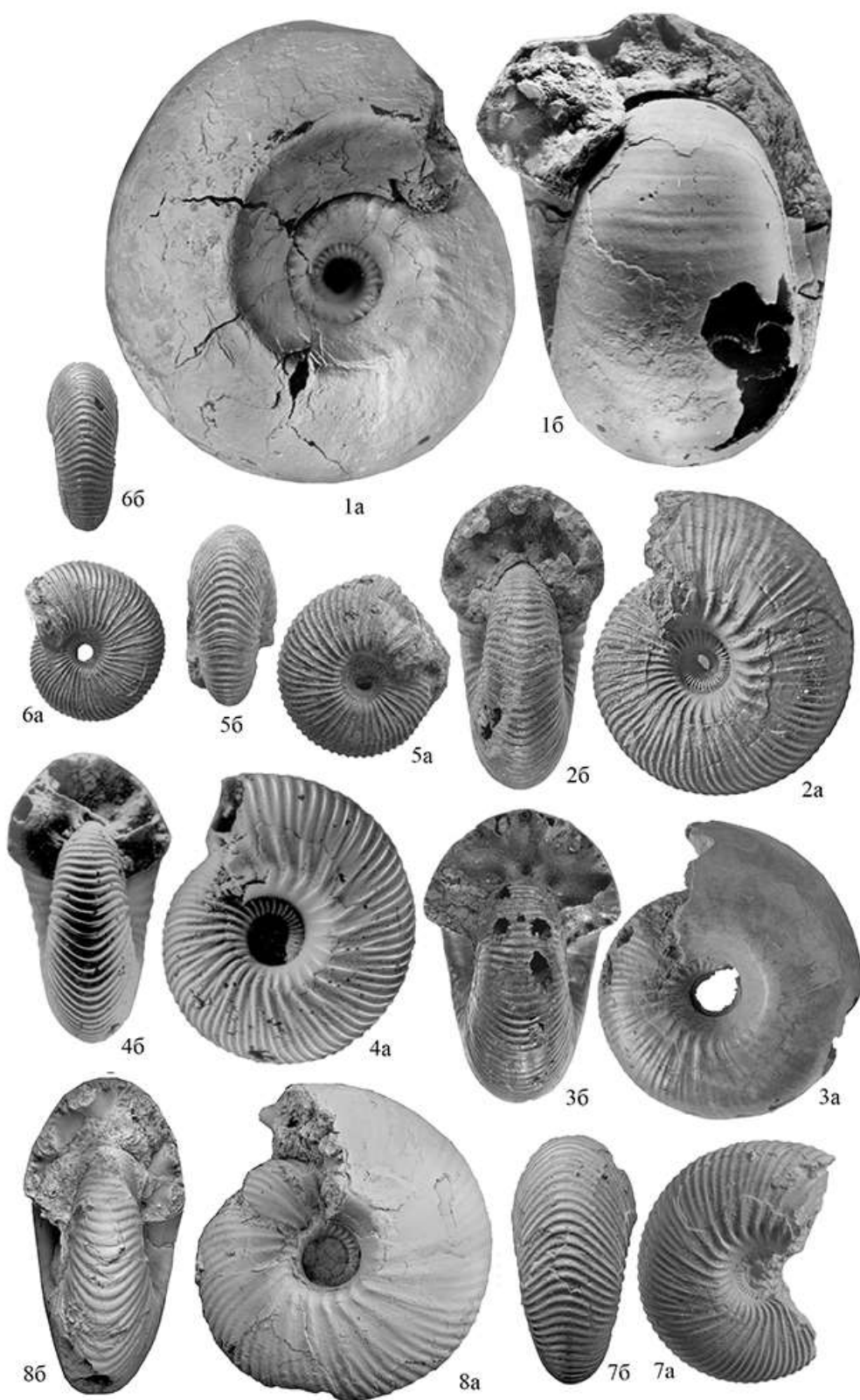




Таблица 31

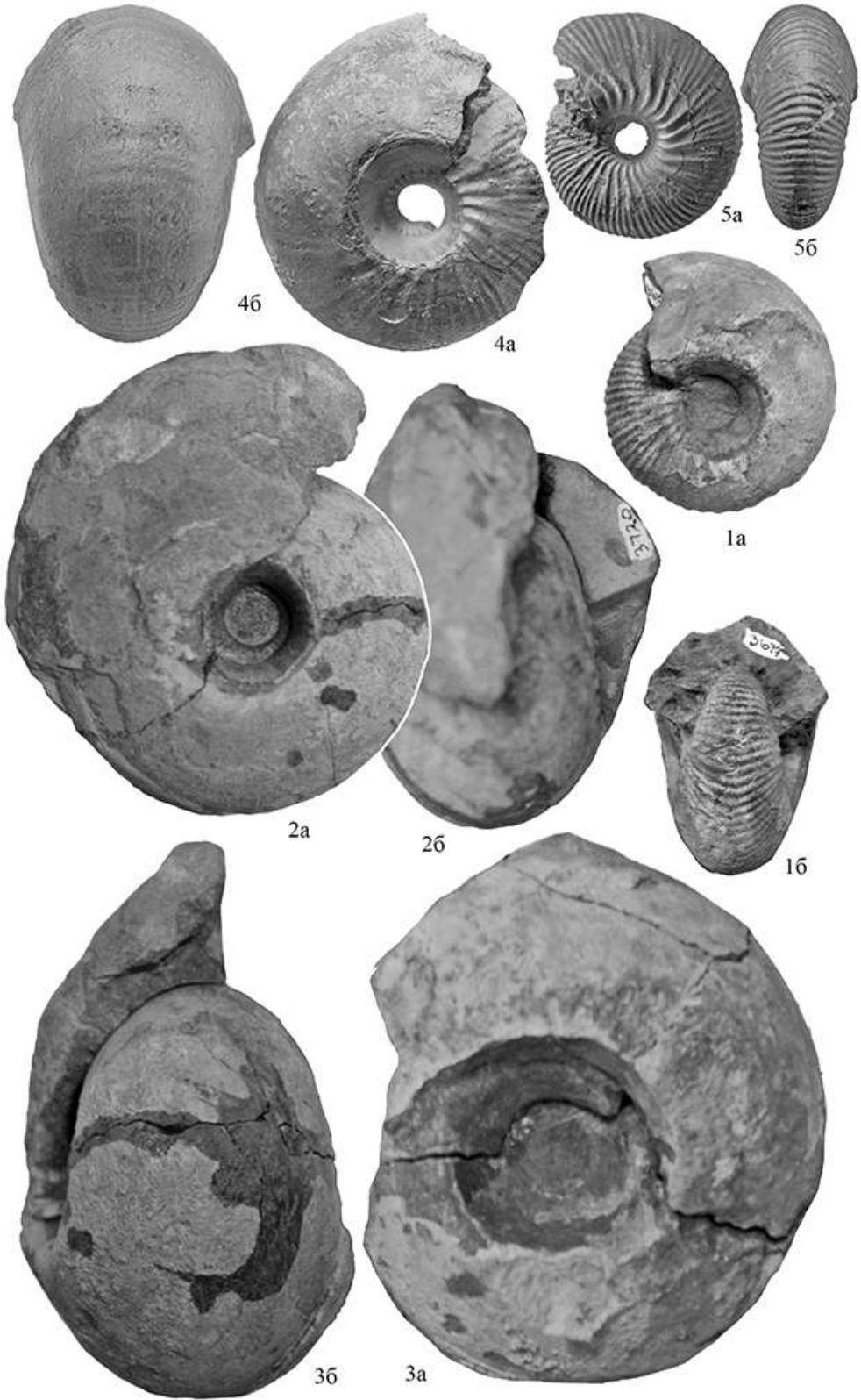


Таблица 32



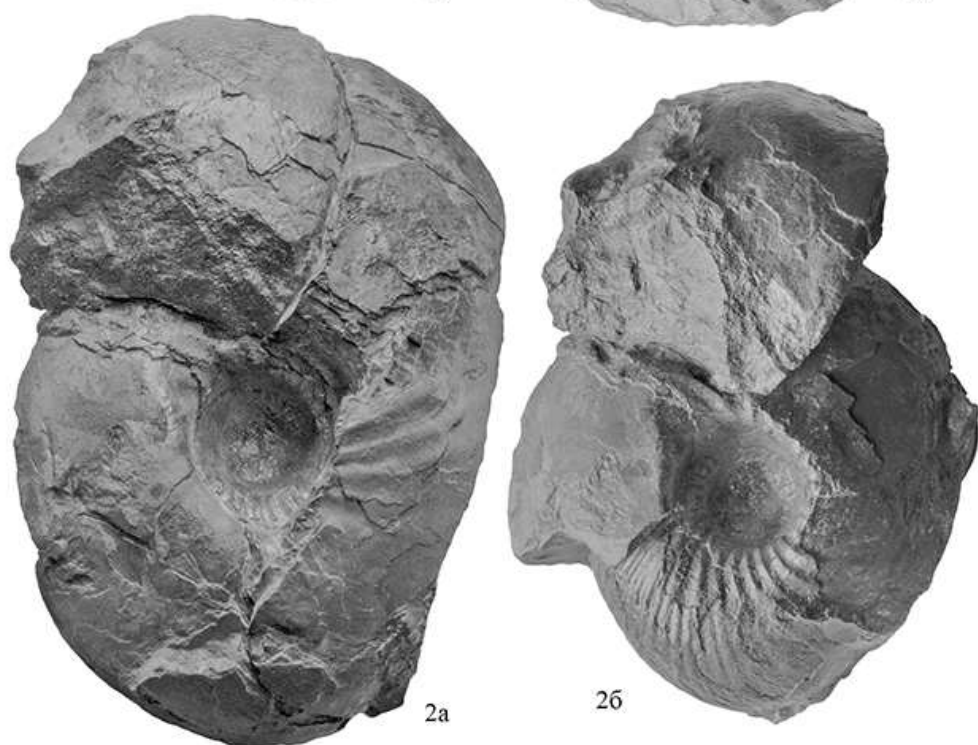
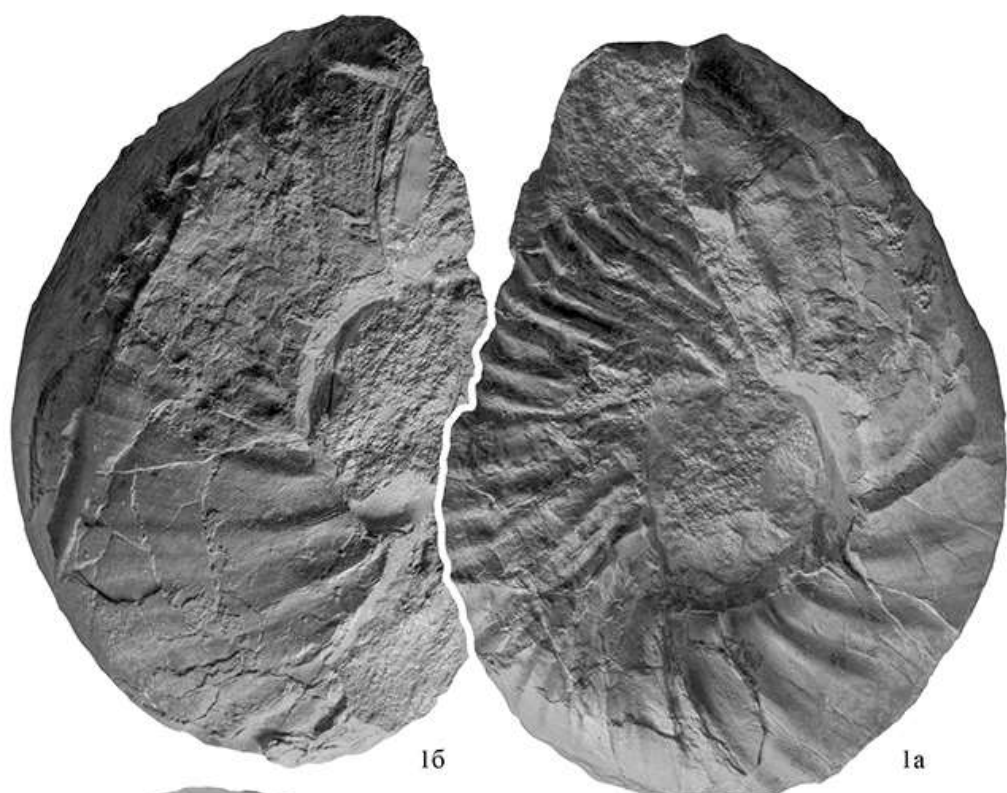
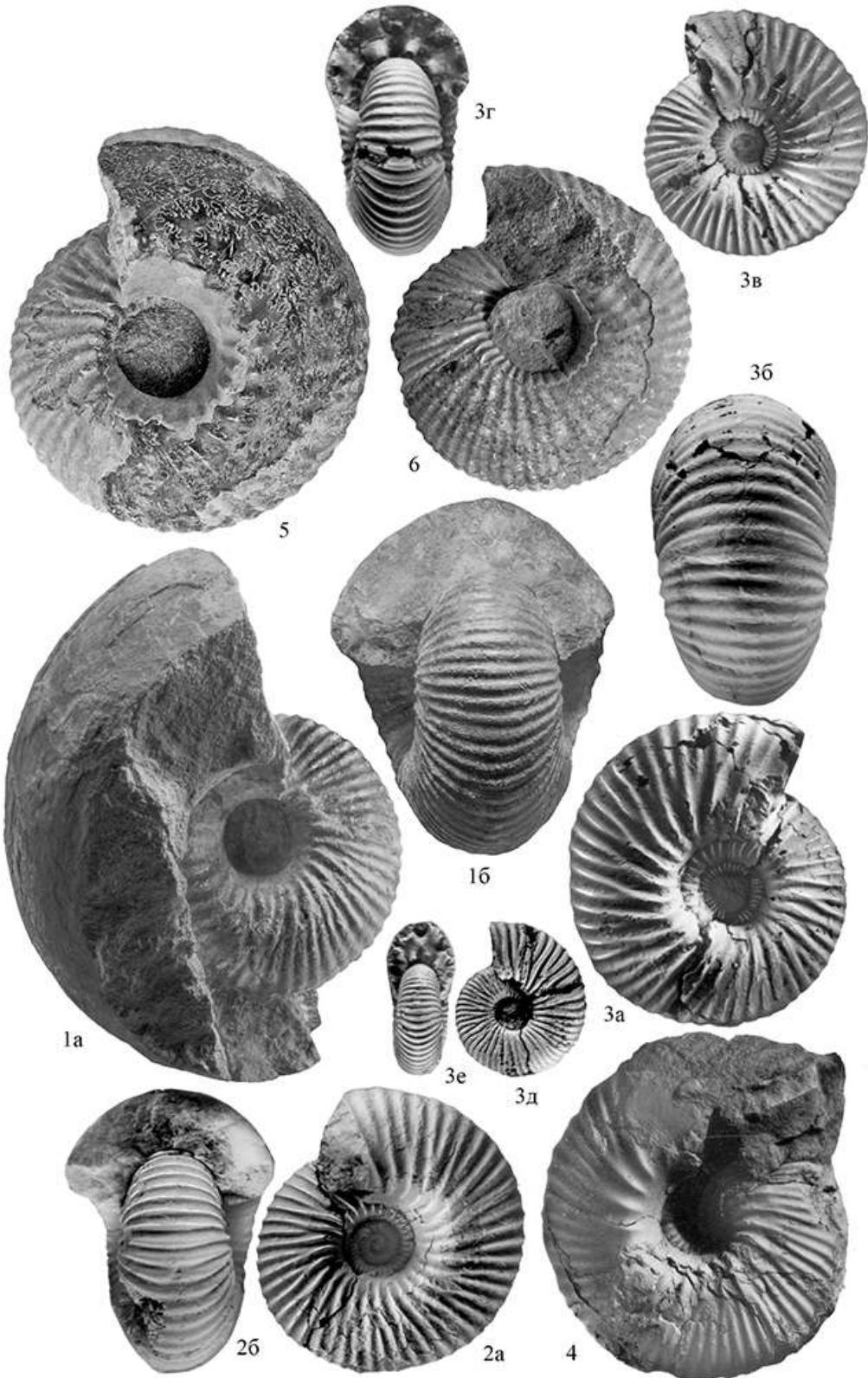


Таблица 34



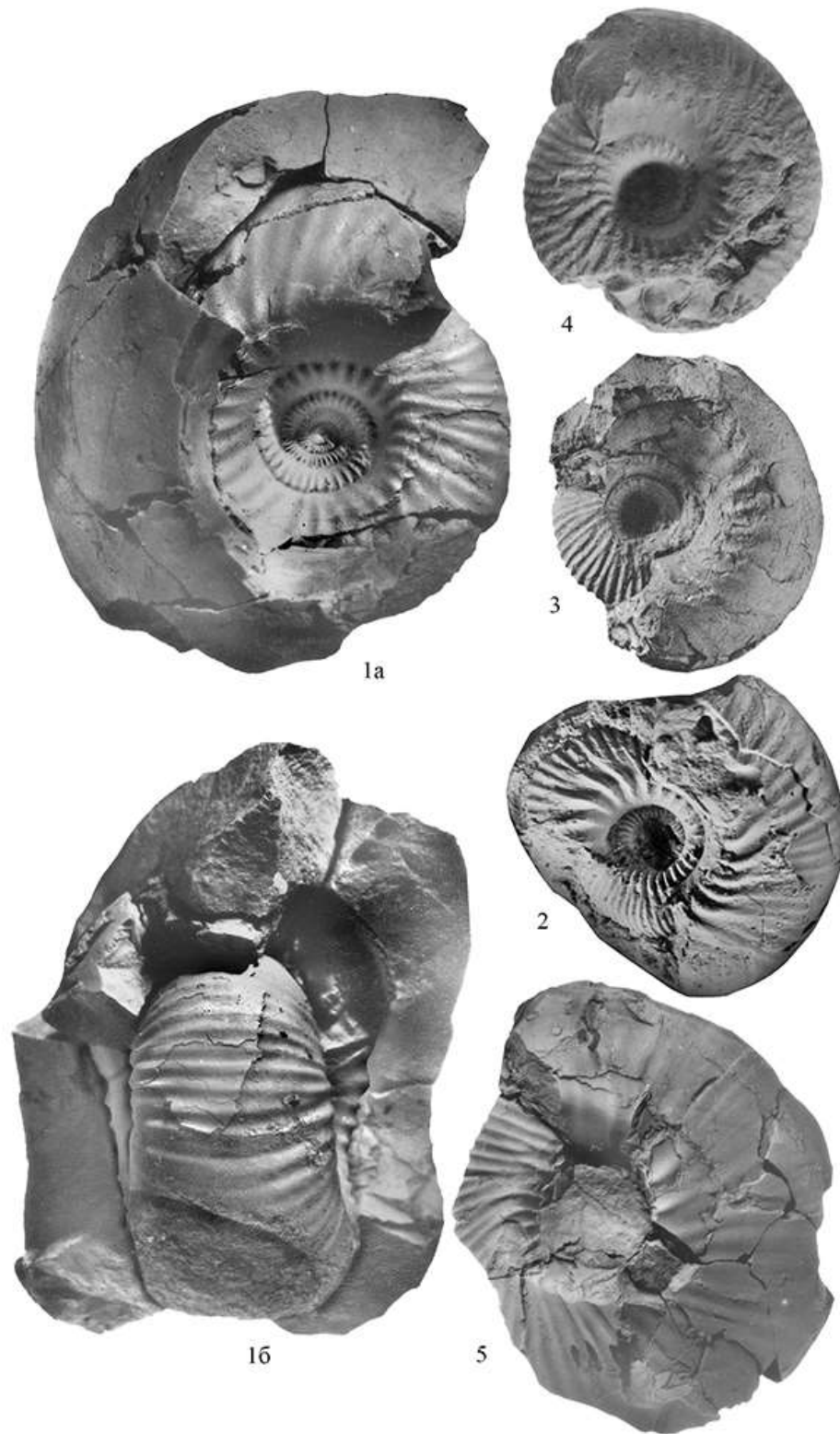


Таблица 36



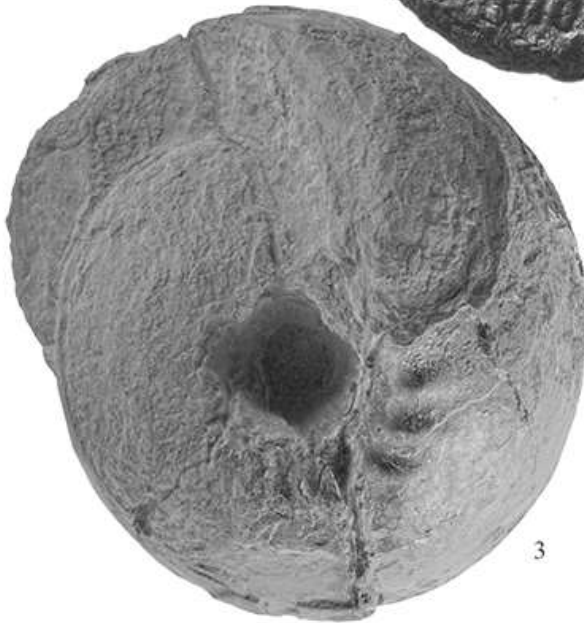
16



1a



2



3



1b



Таблица 37

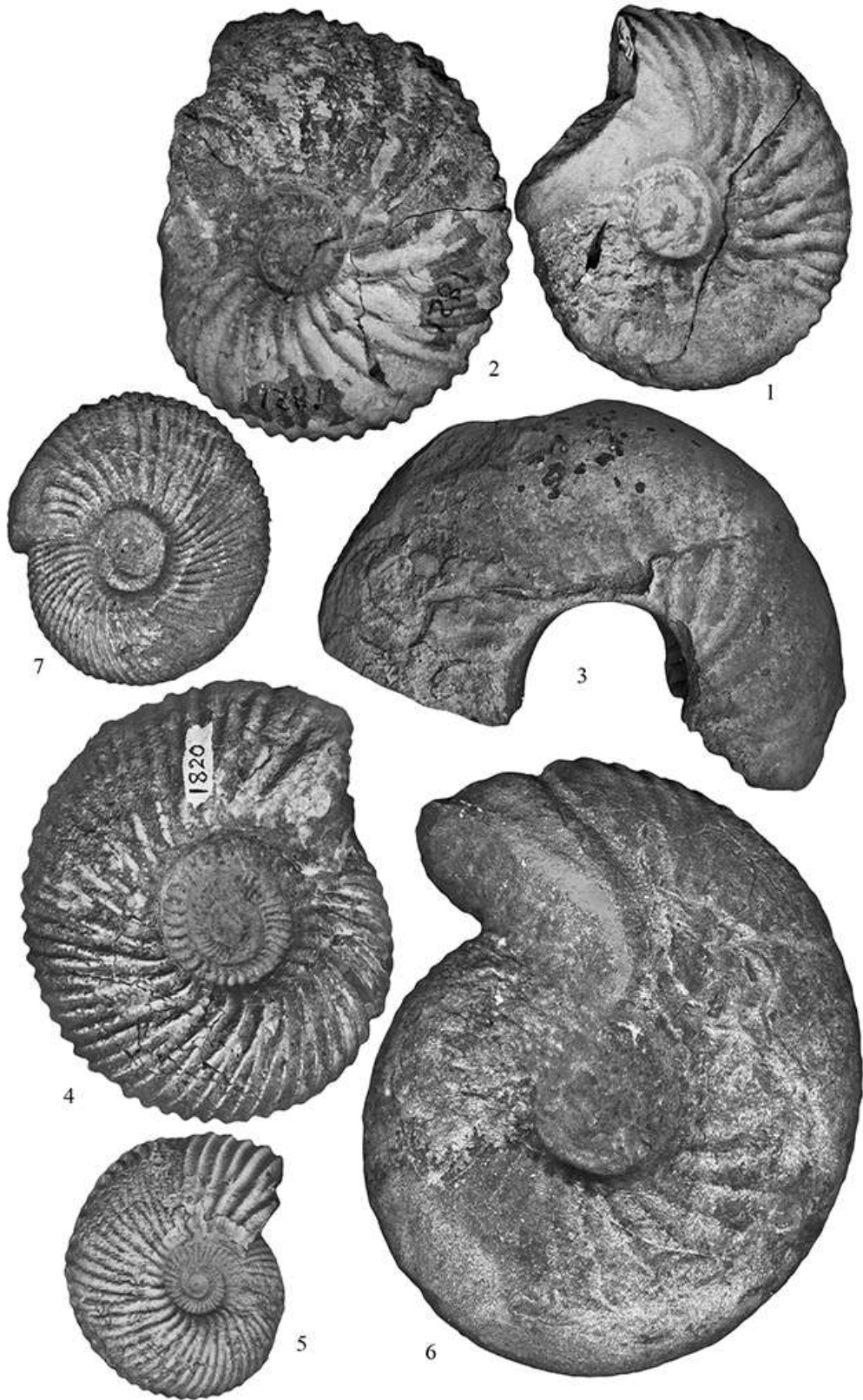


Таблица 38

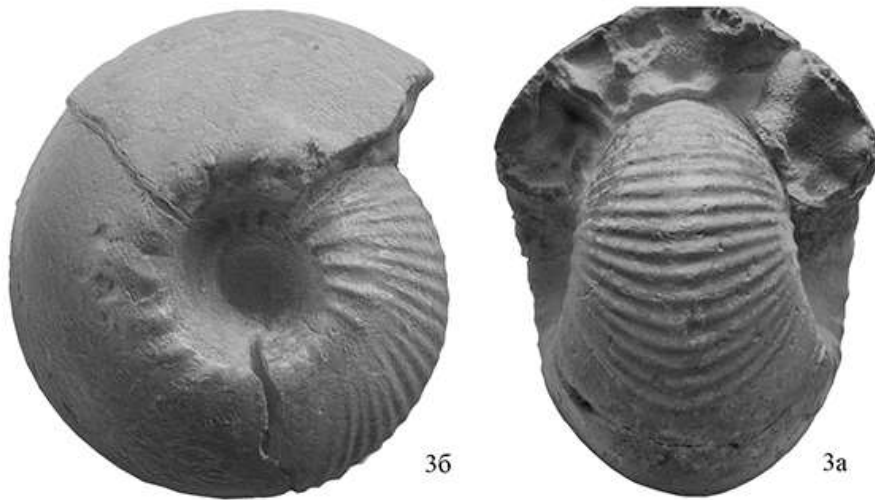




Таблица 39

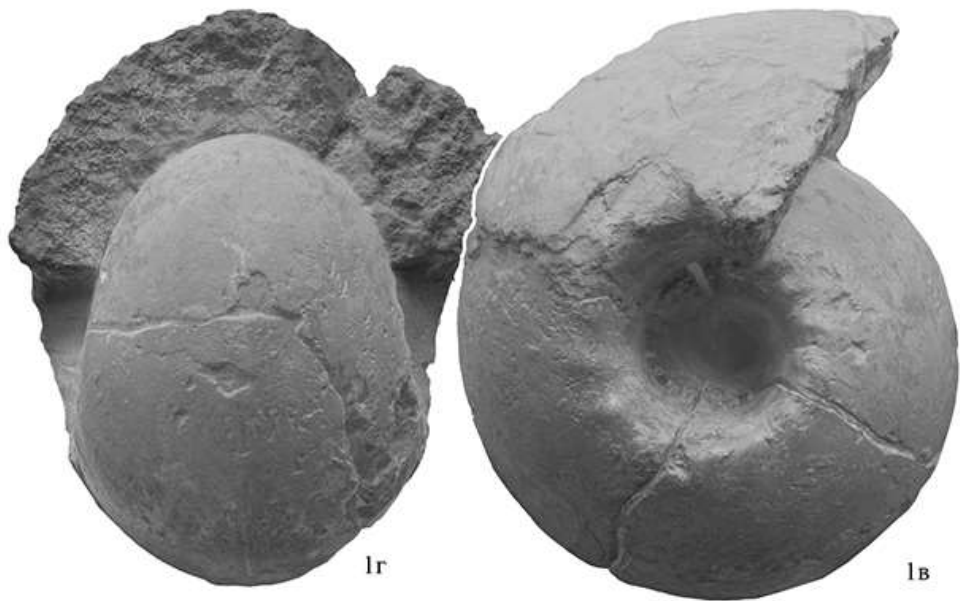
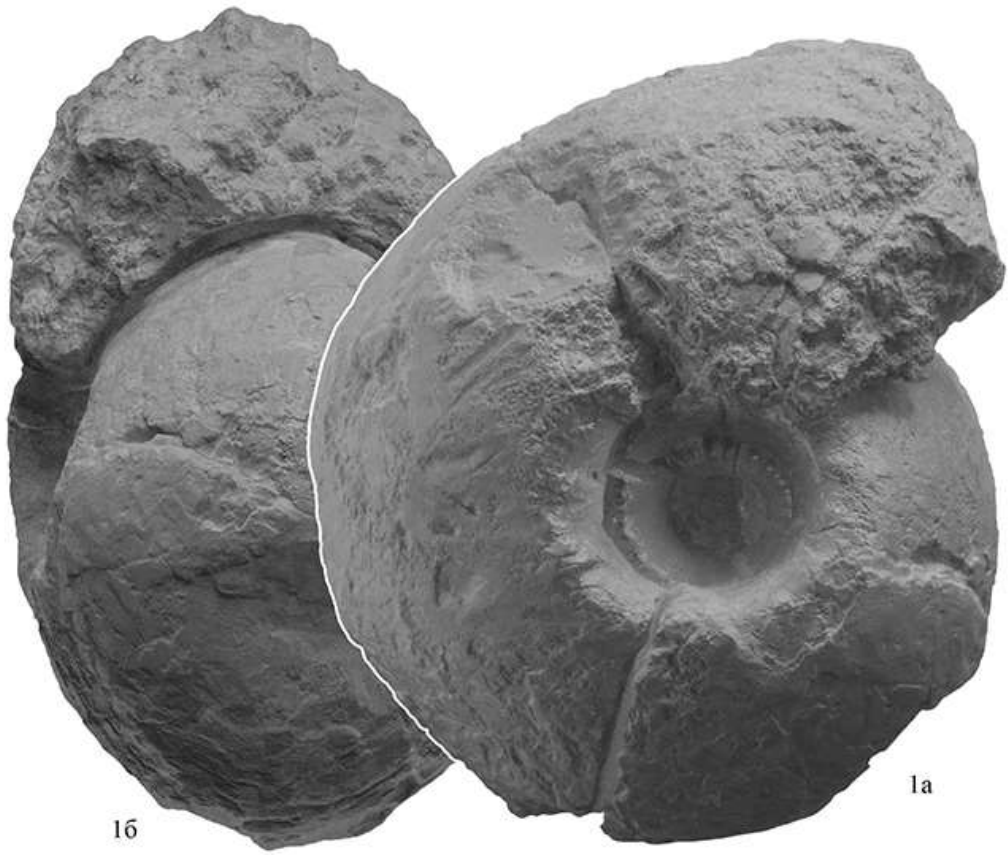


Таблица 40

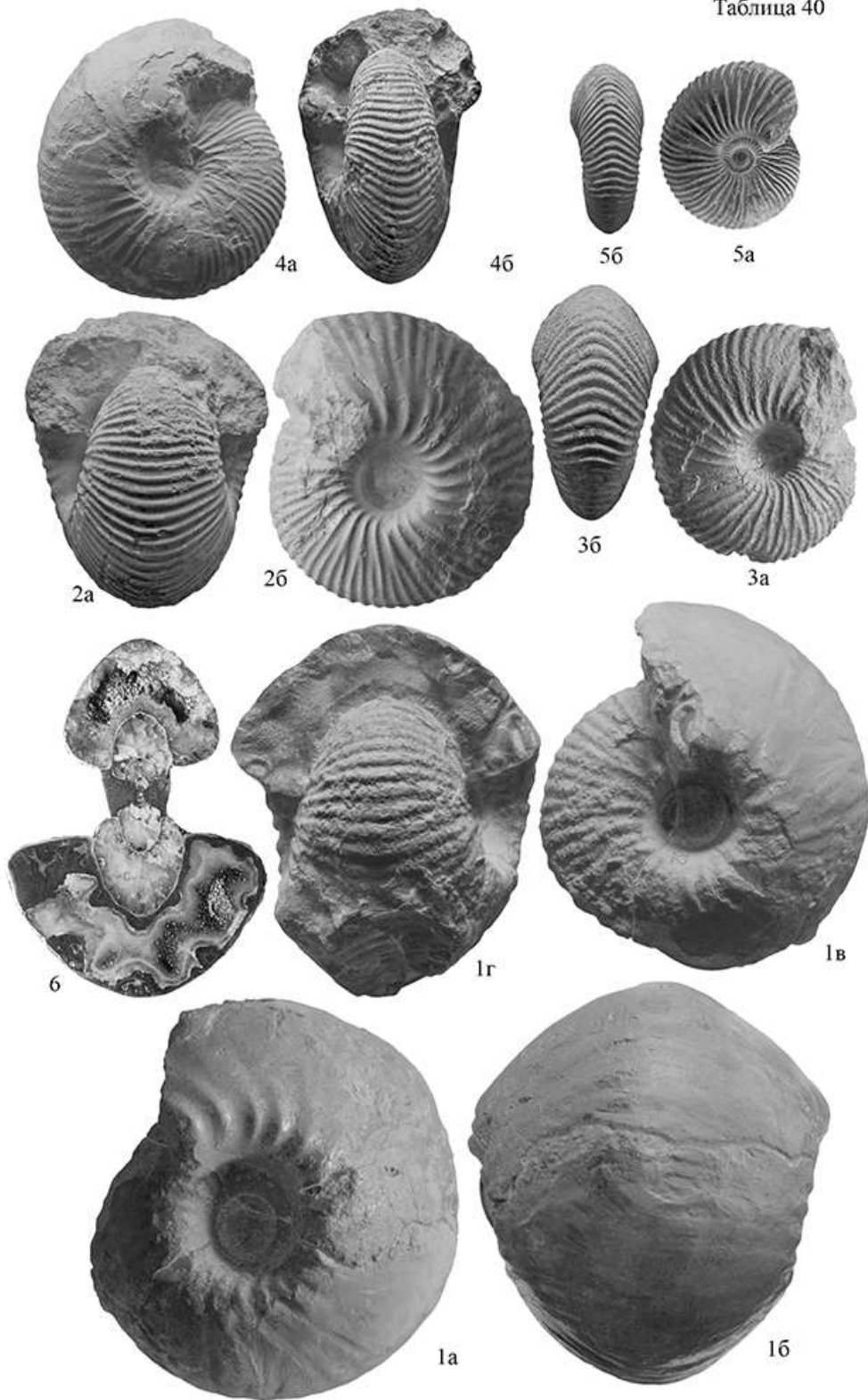


Таблица 41

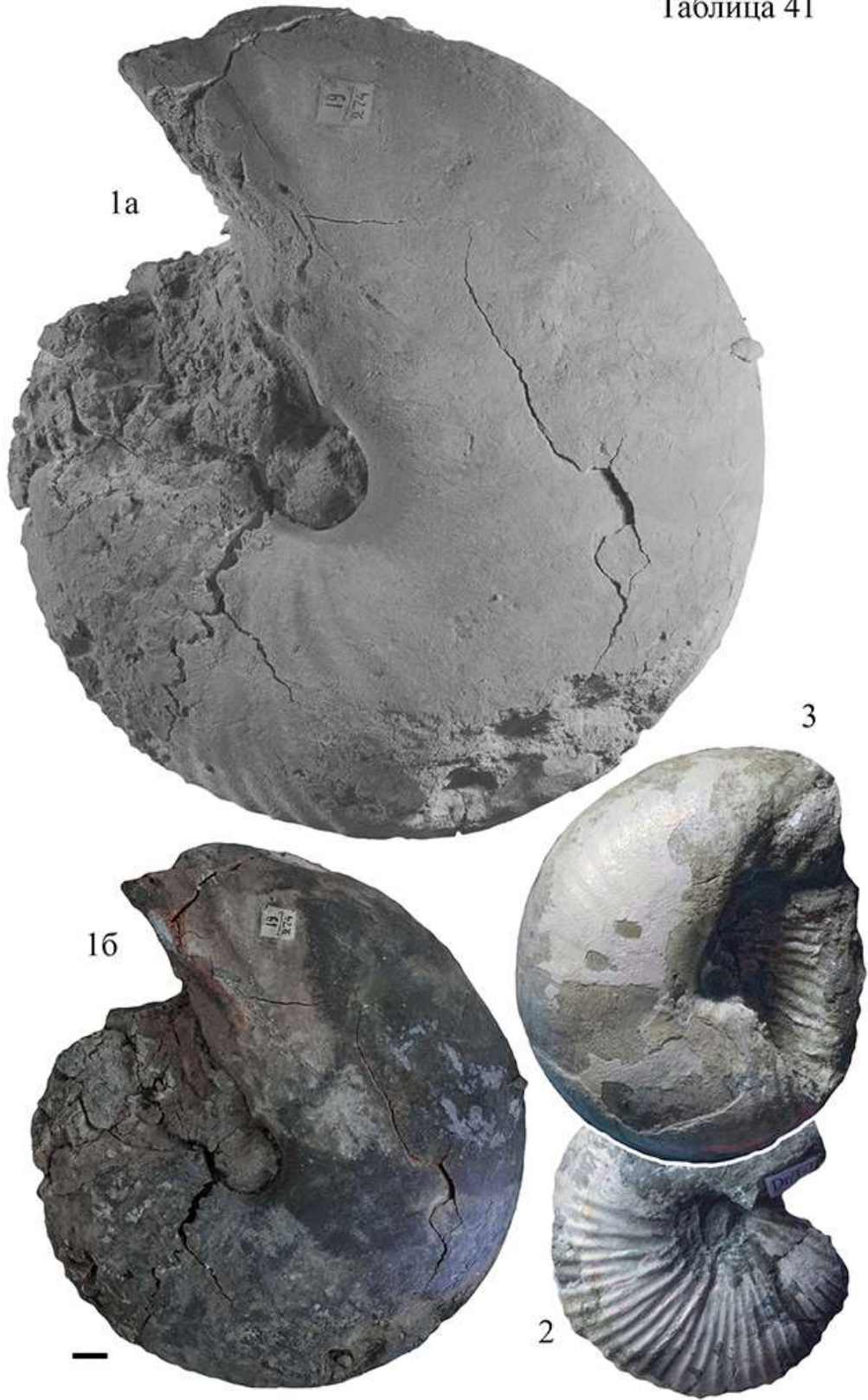


Таблица 42





Таблица 43

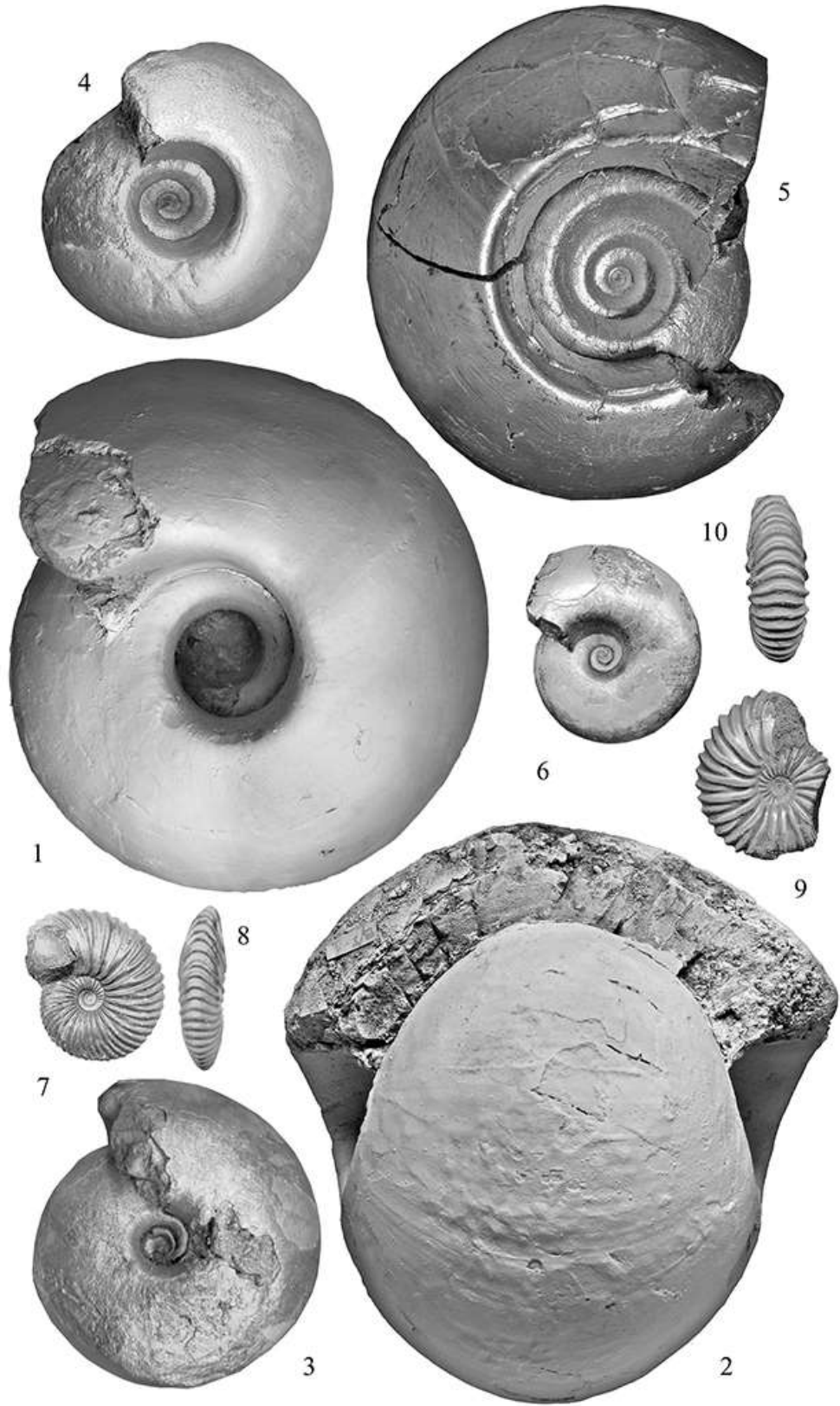


Таблица 44

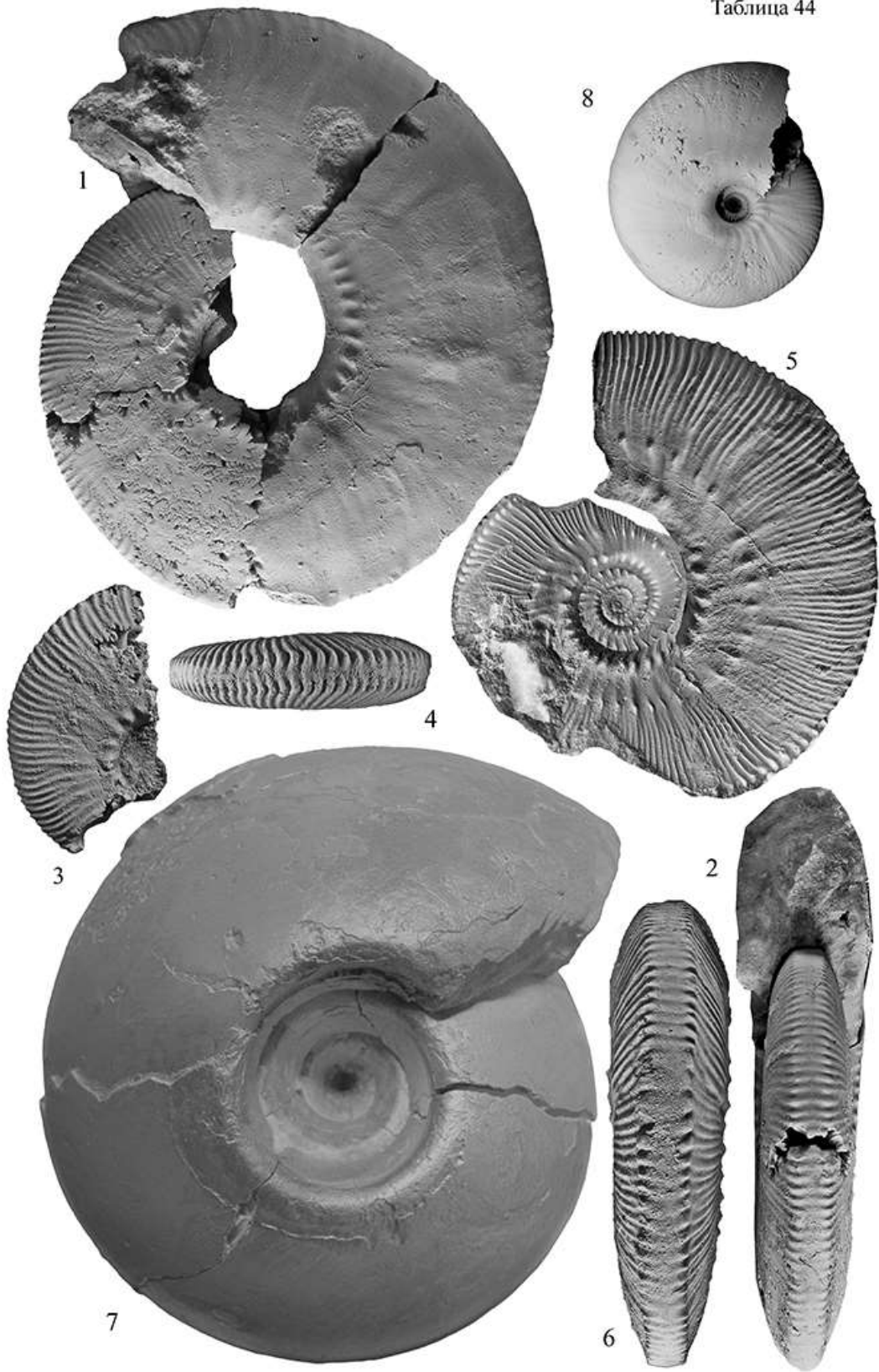


Таблица 45

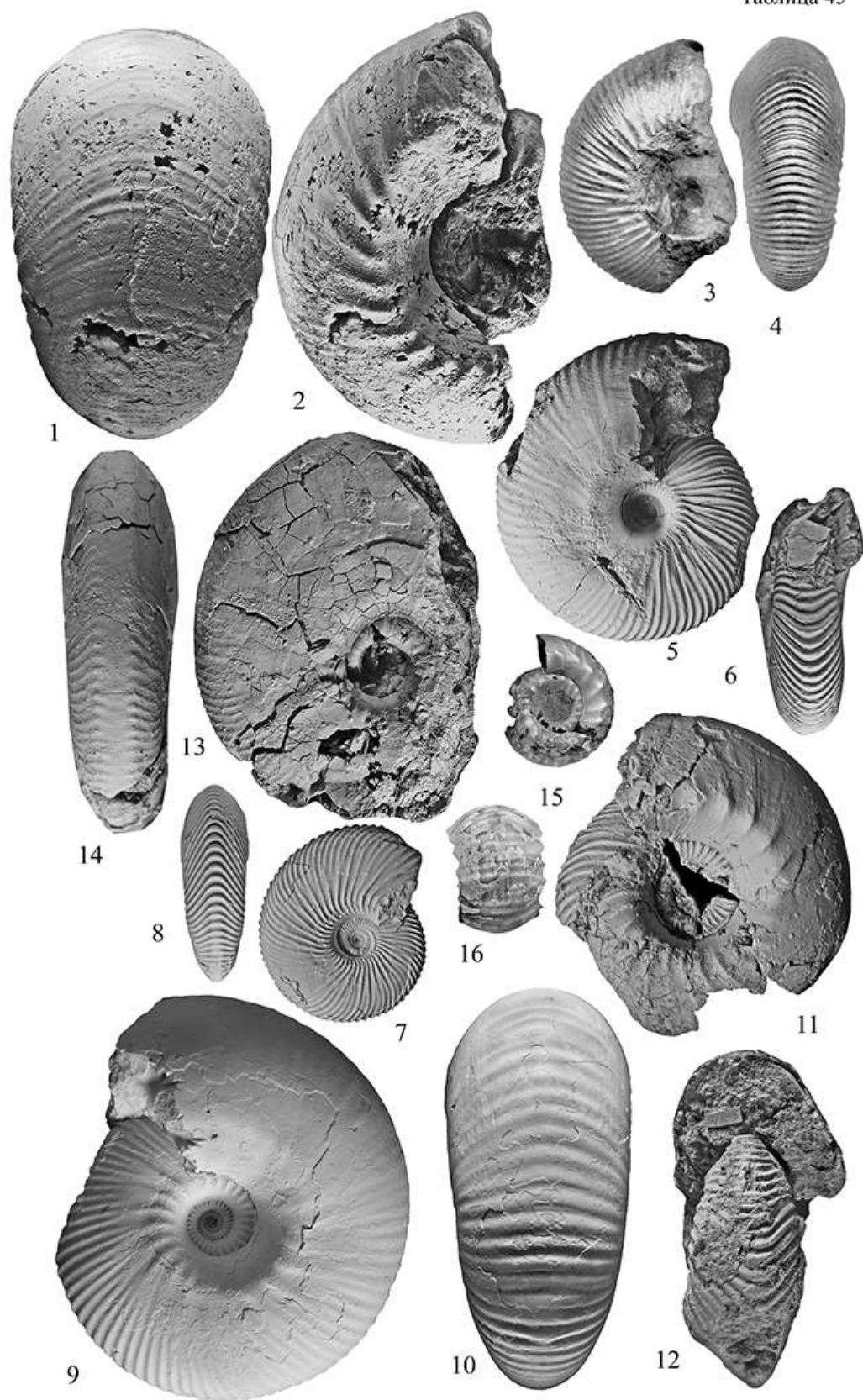


Таблица 46

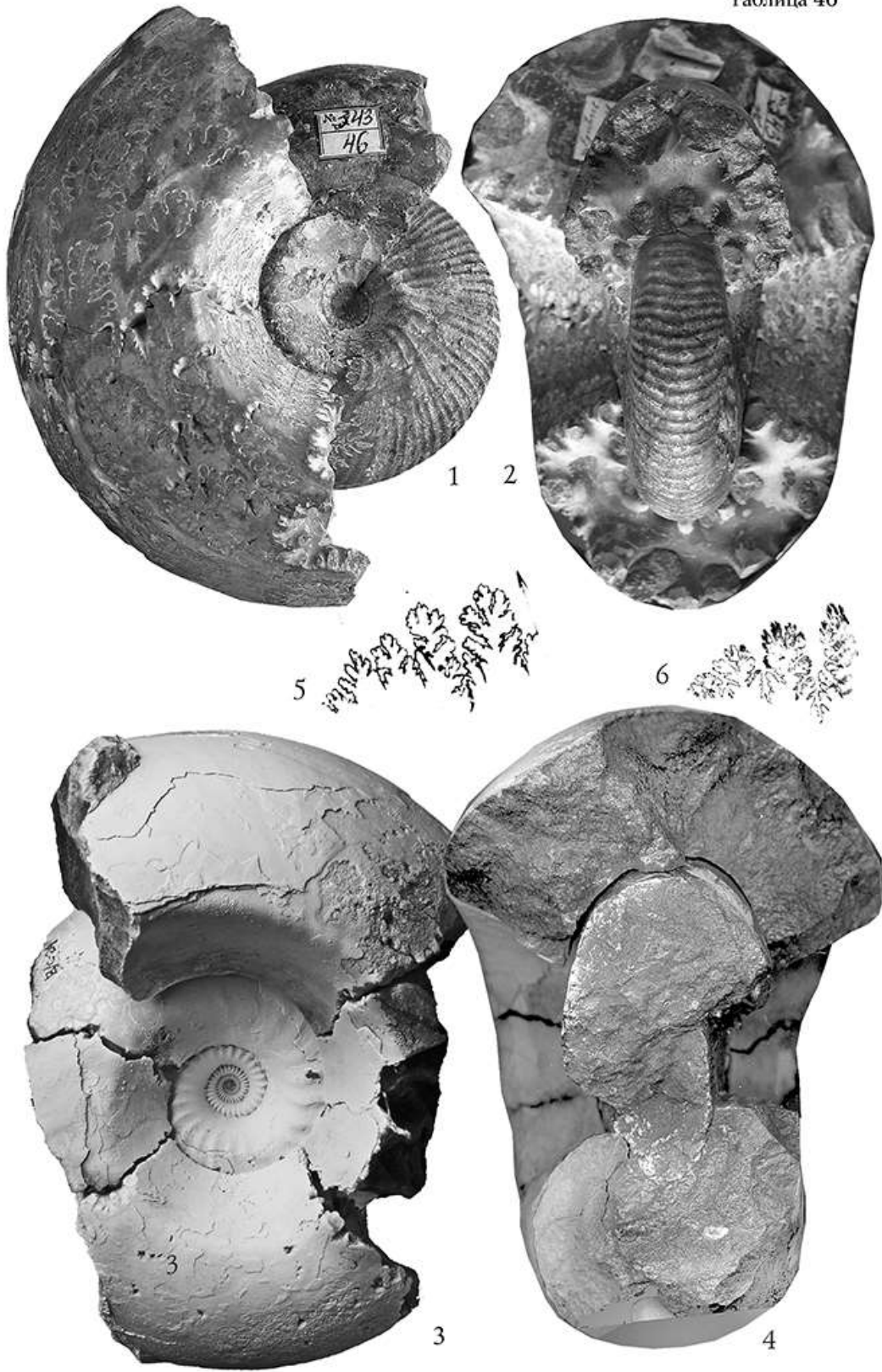




Таблица 47

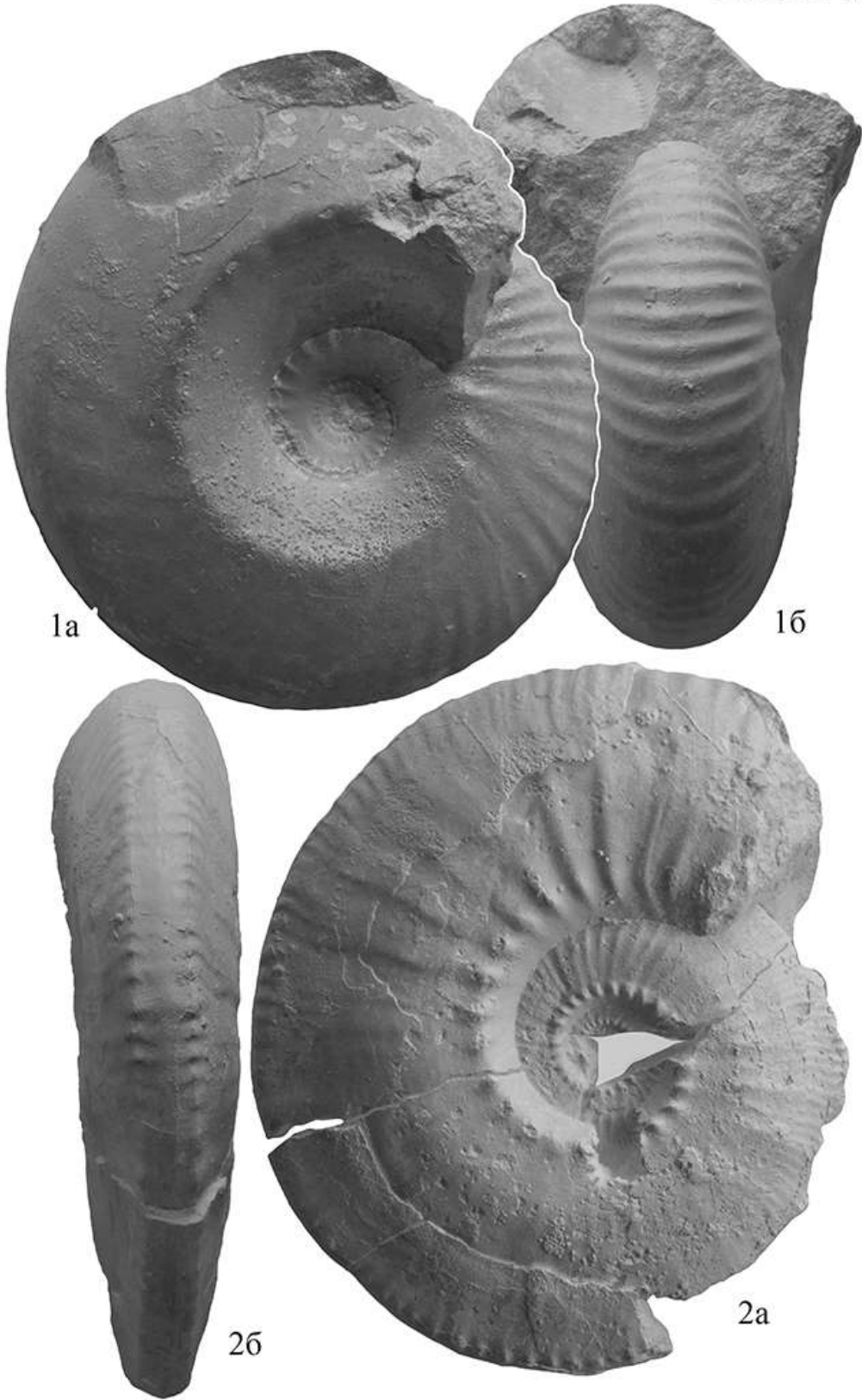


Таблица 48

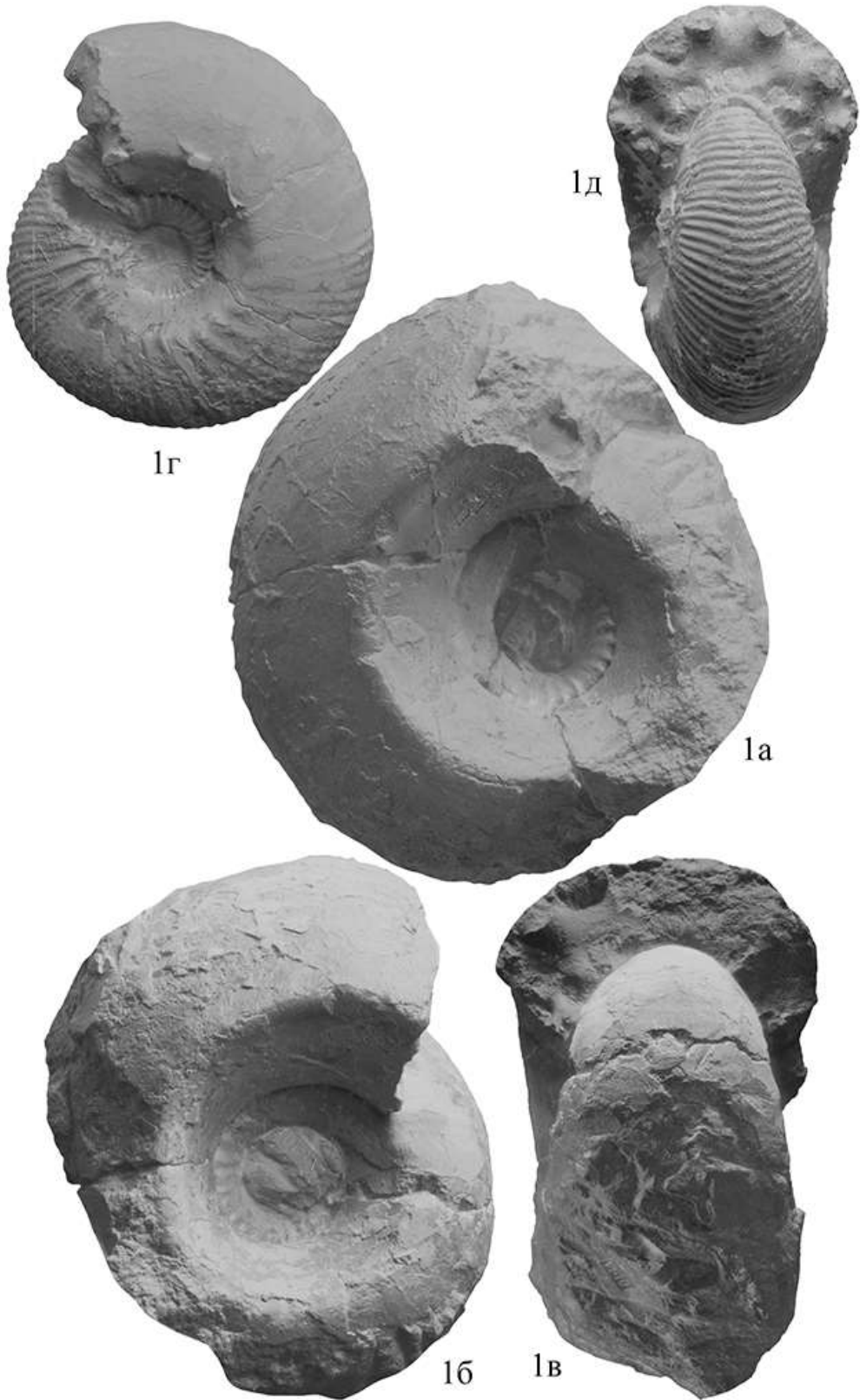
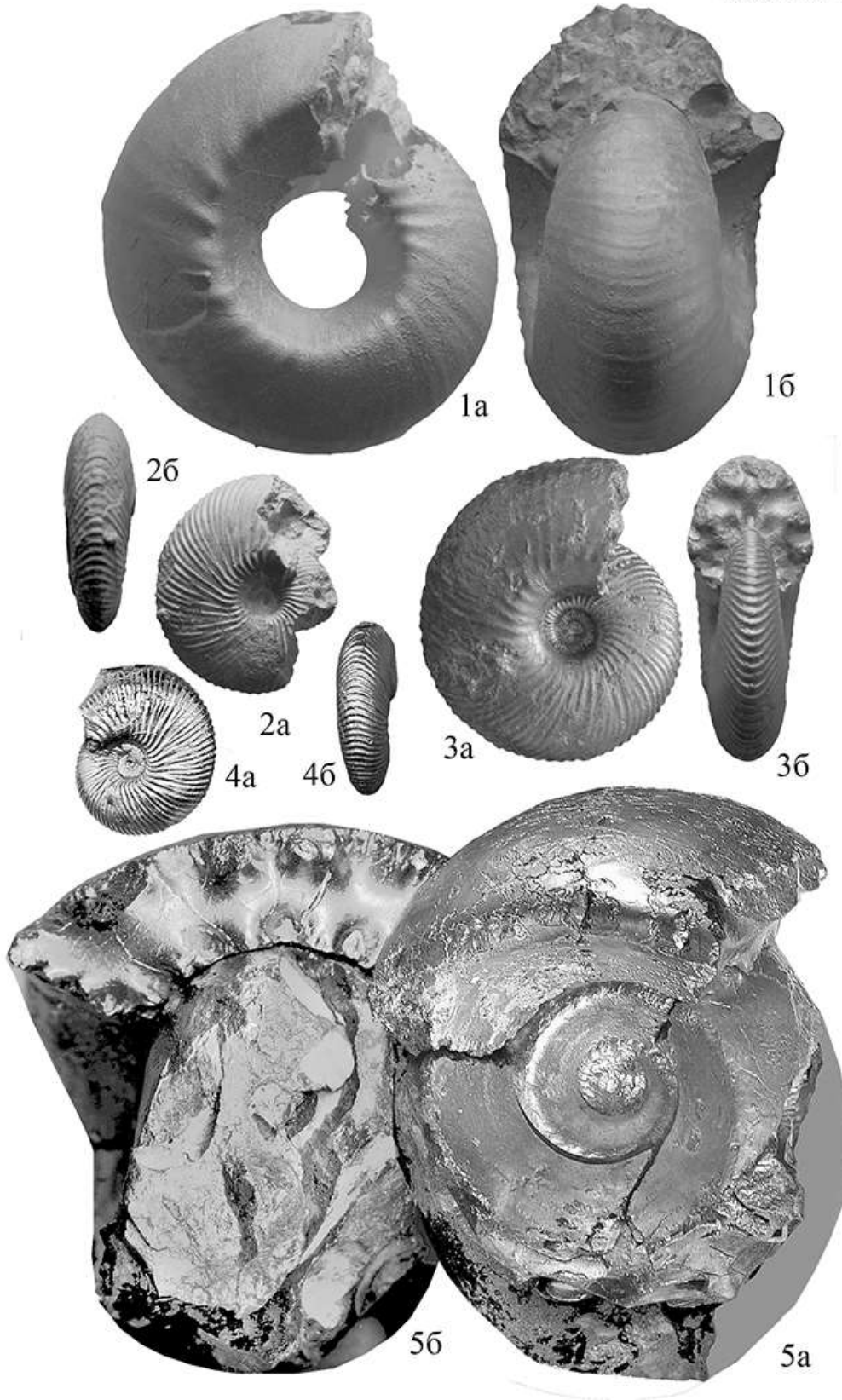
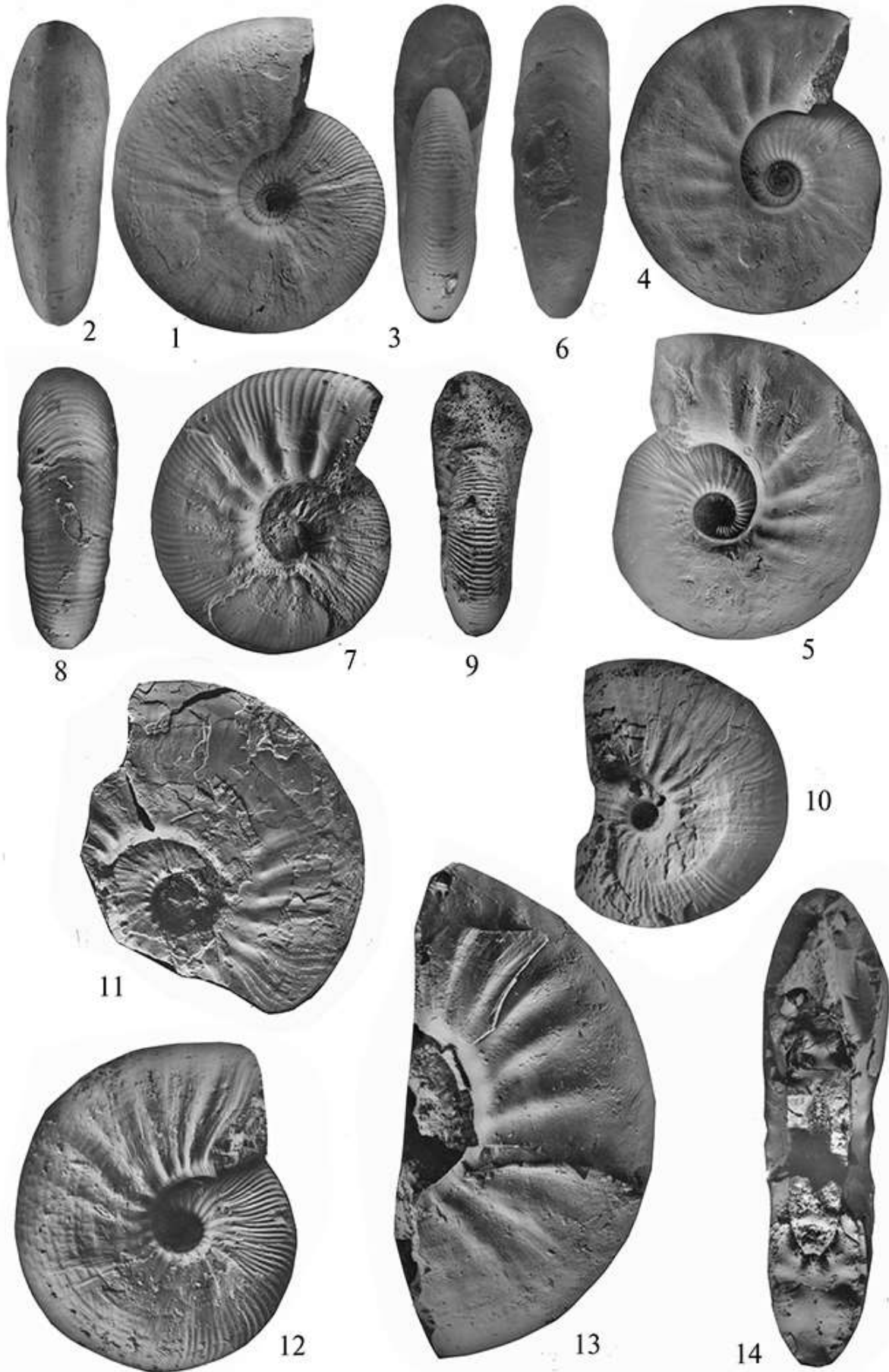
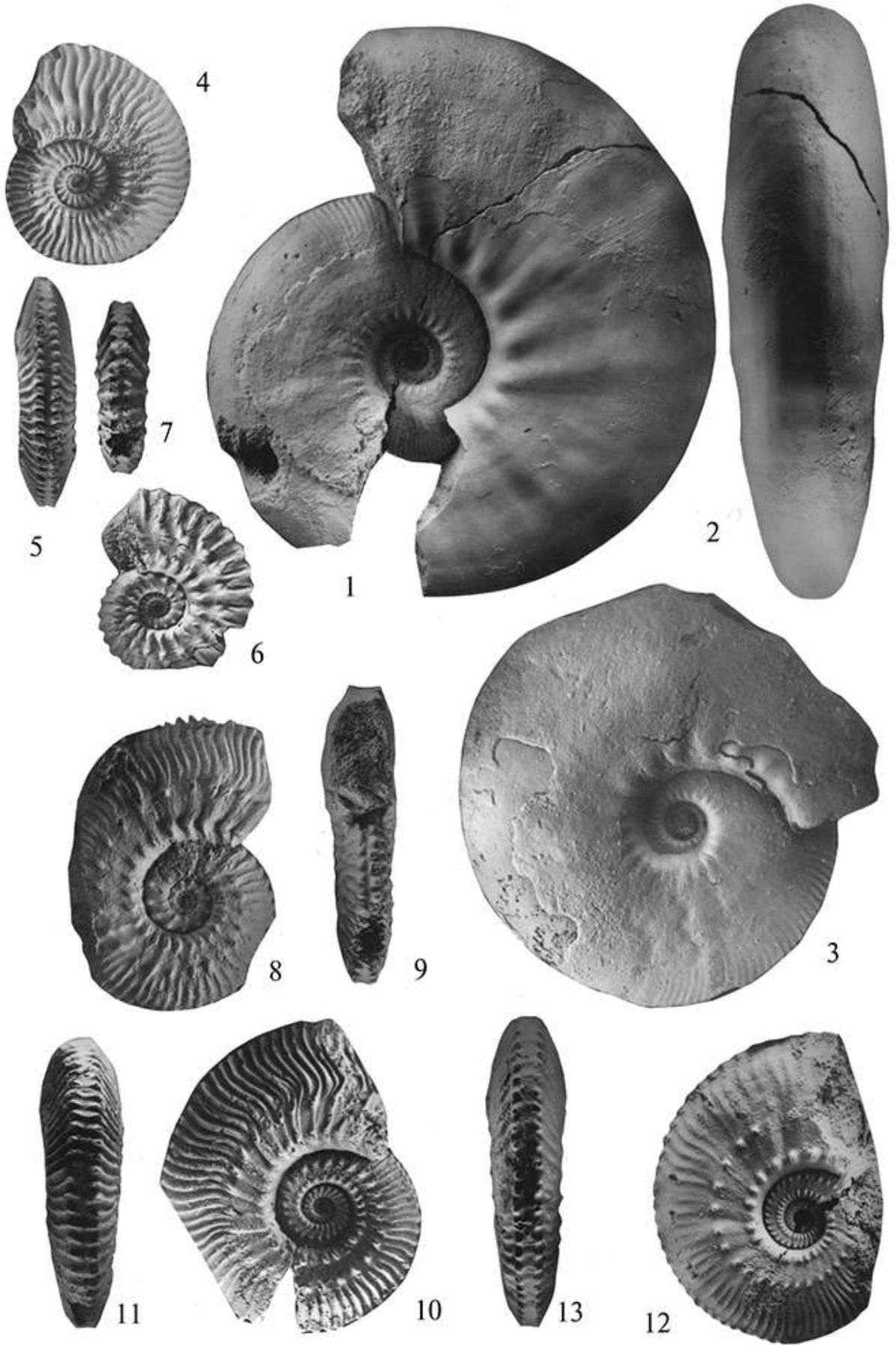


Таблица 49









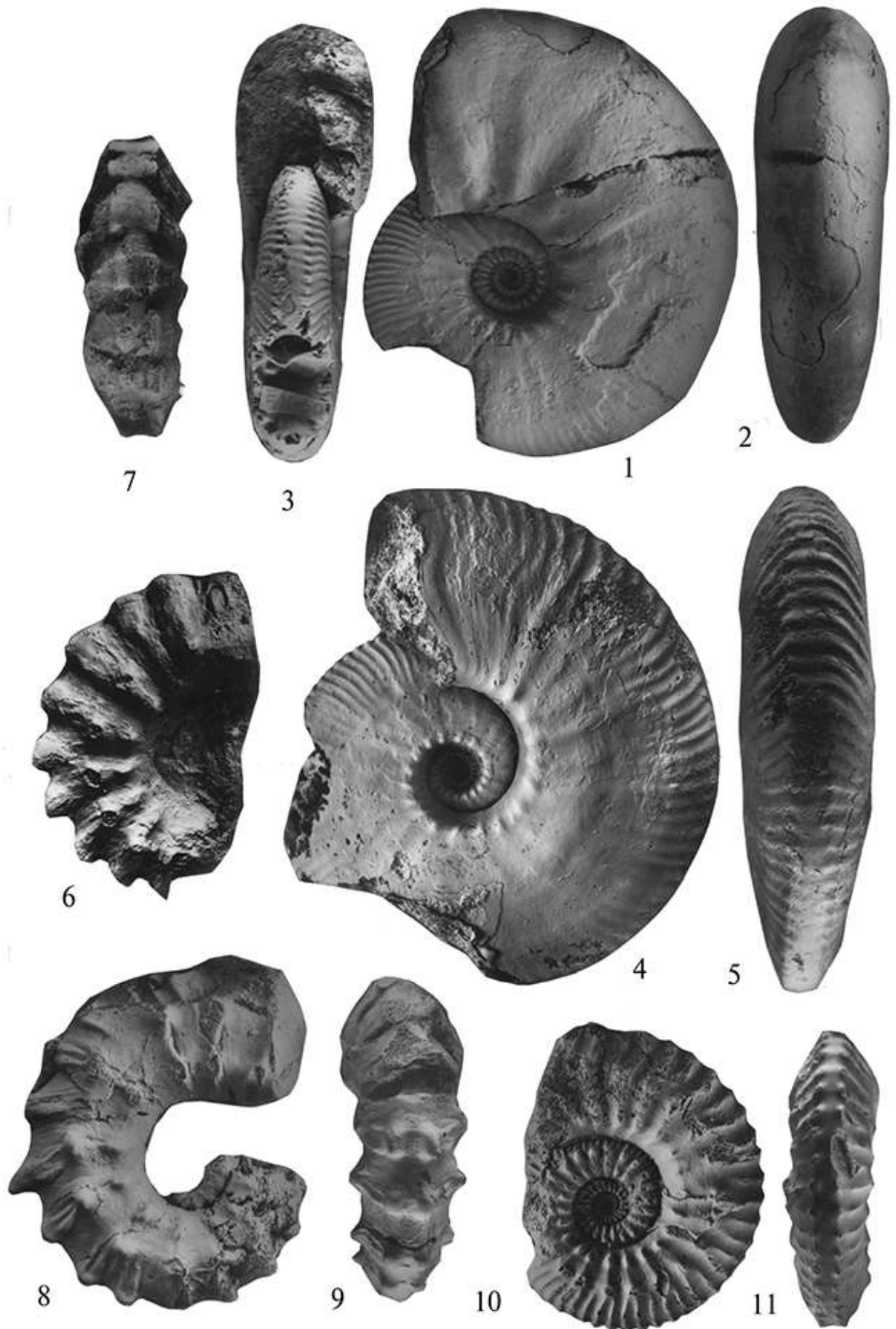
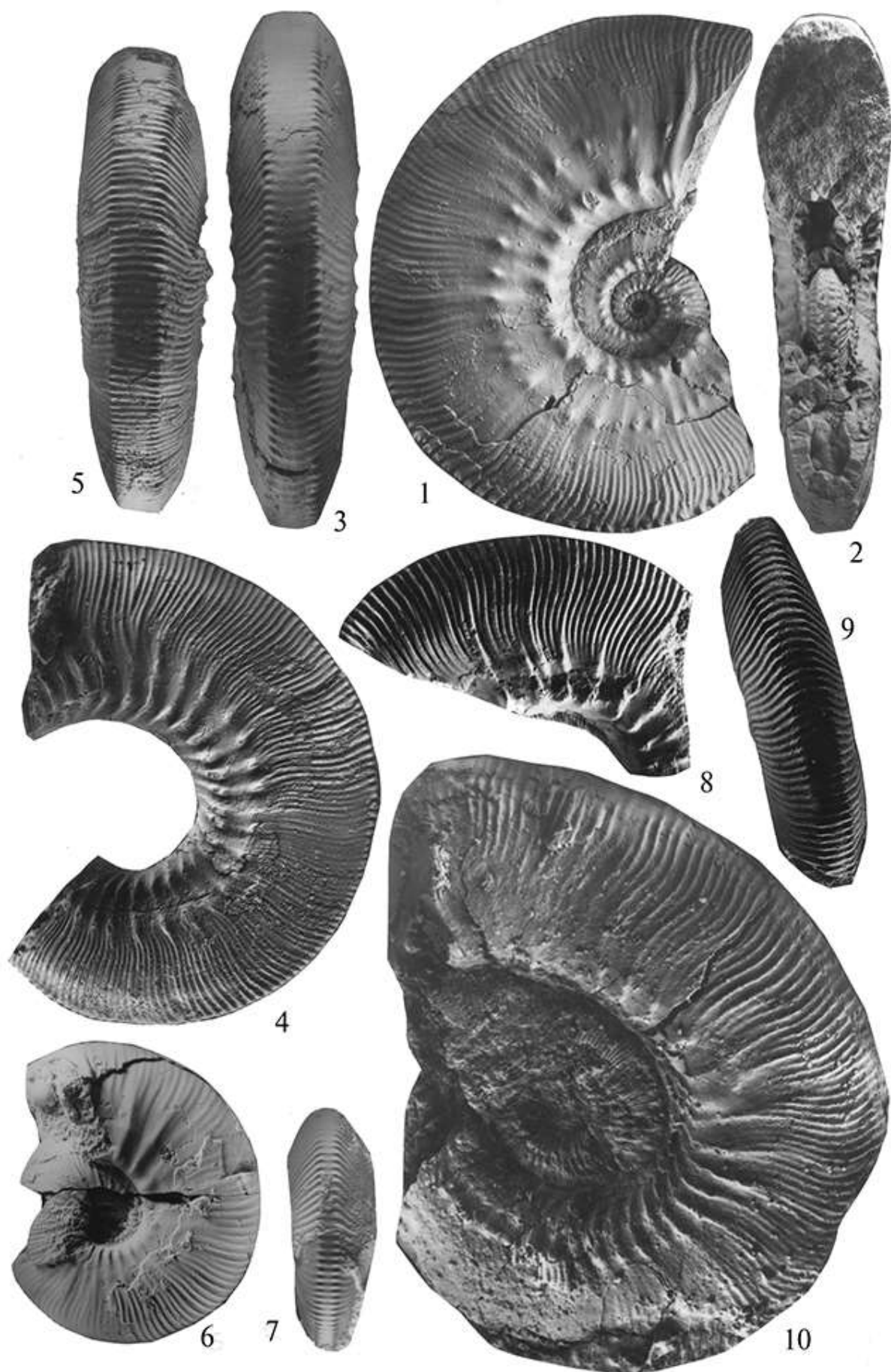
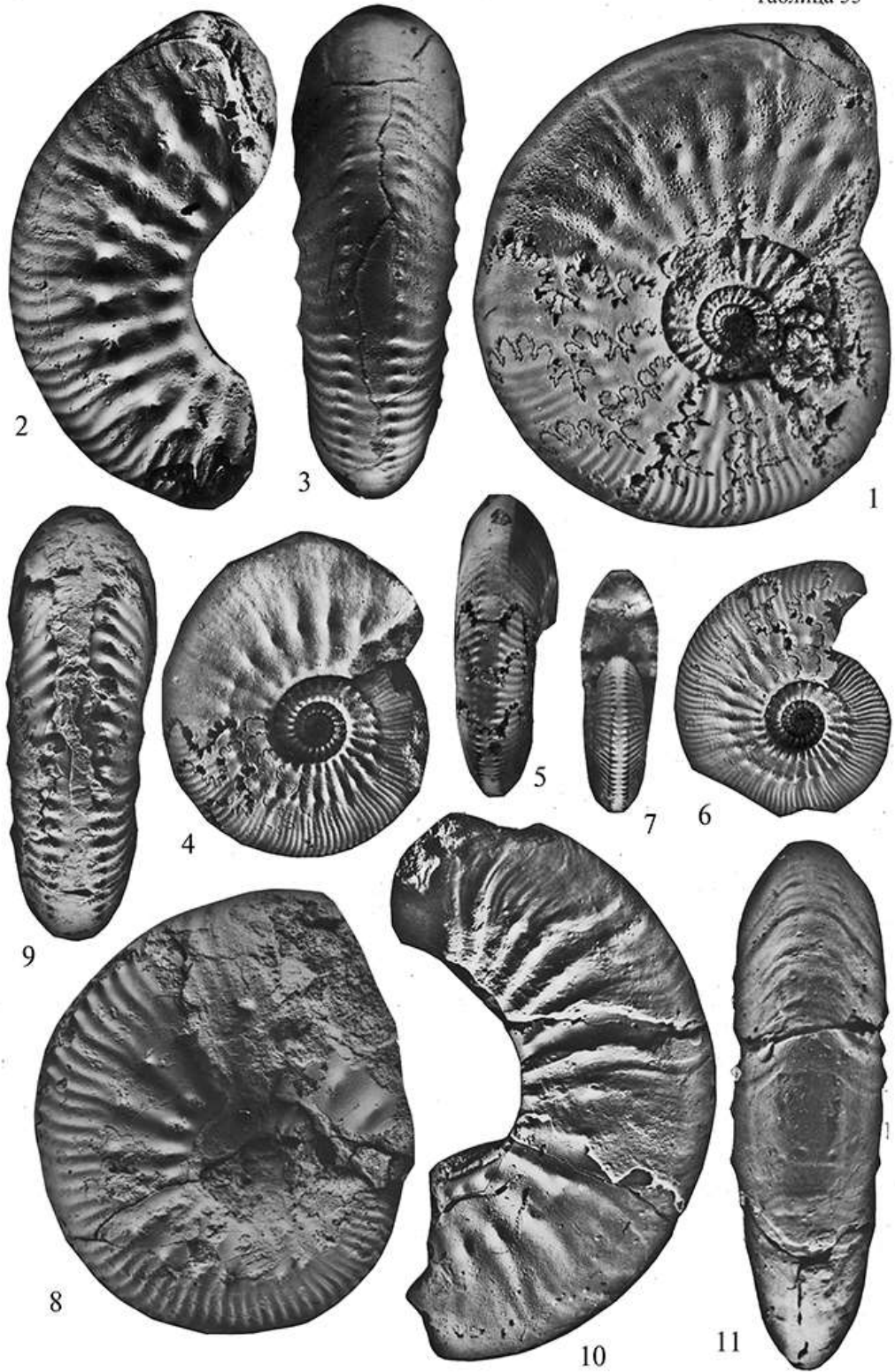




Таблица 54







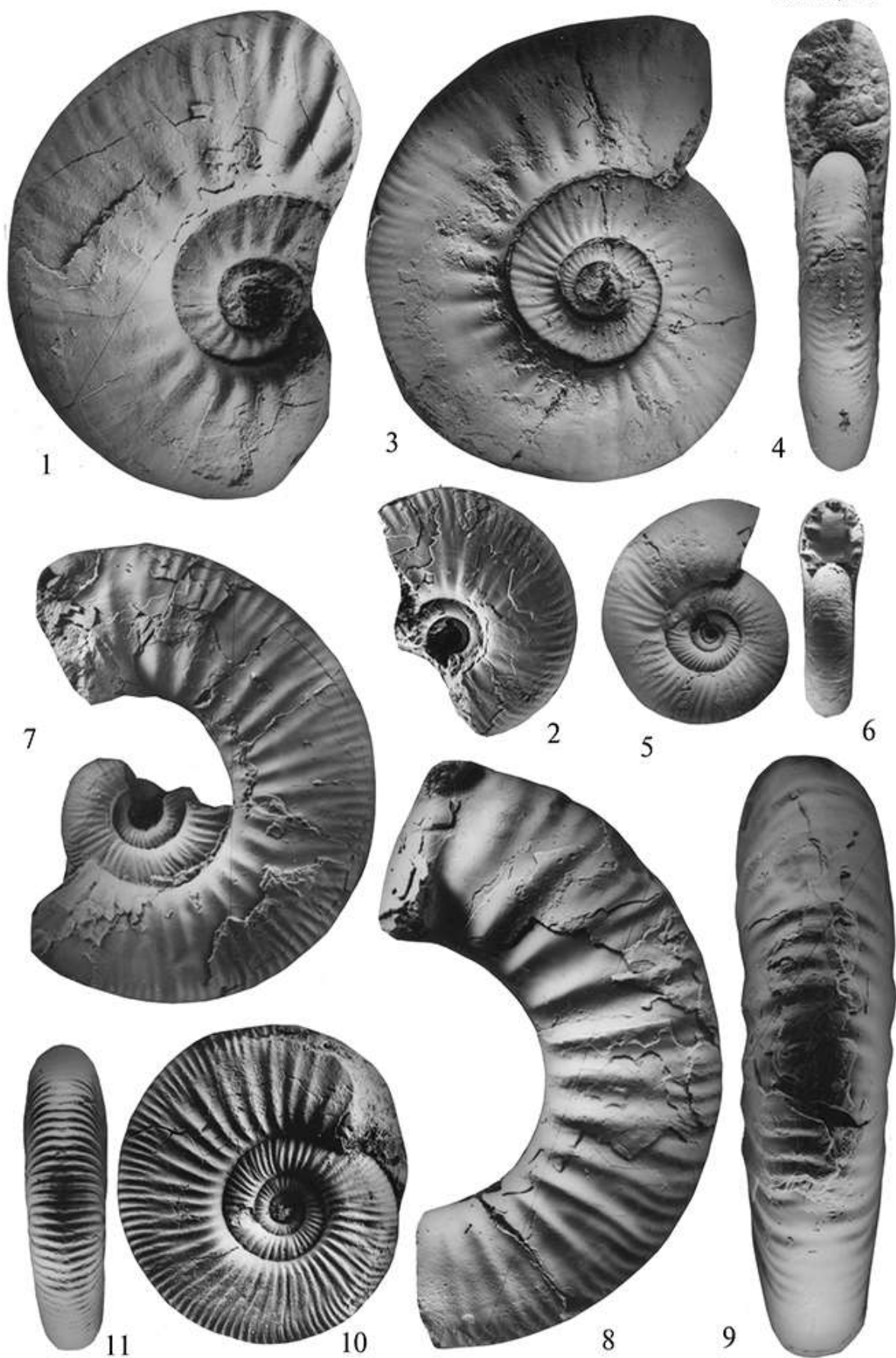
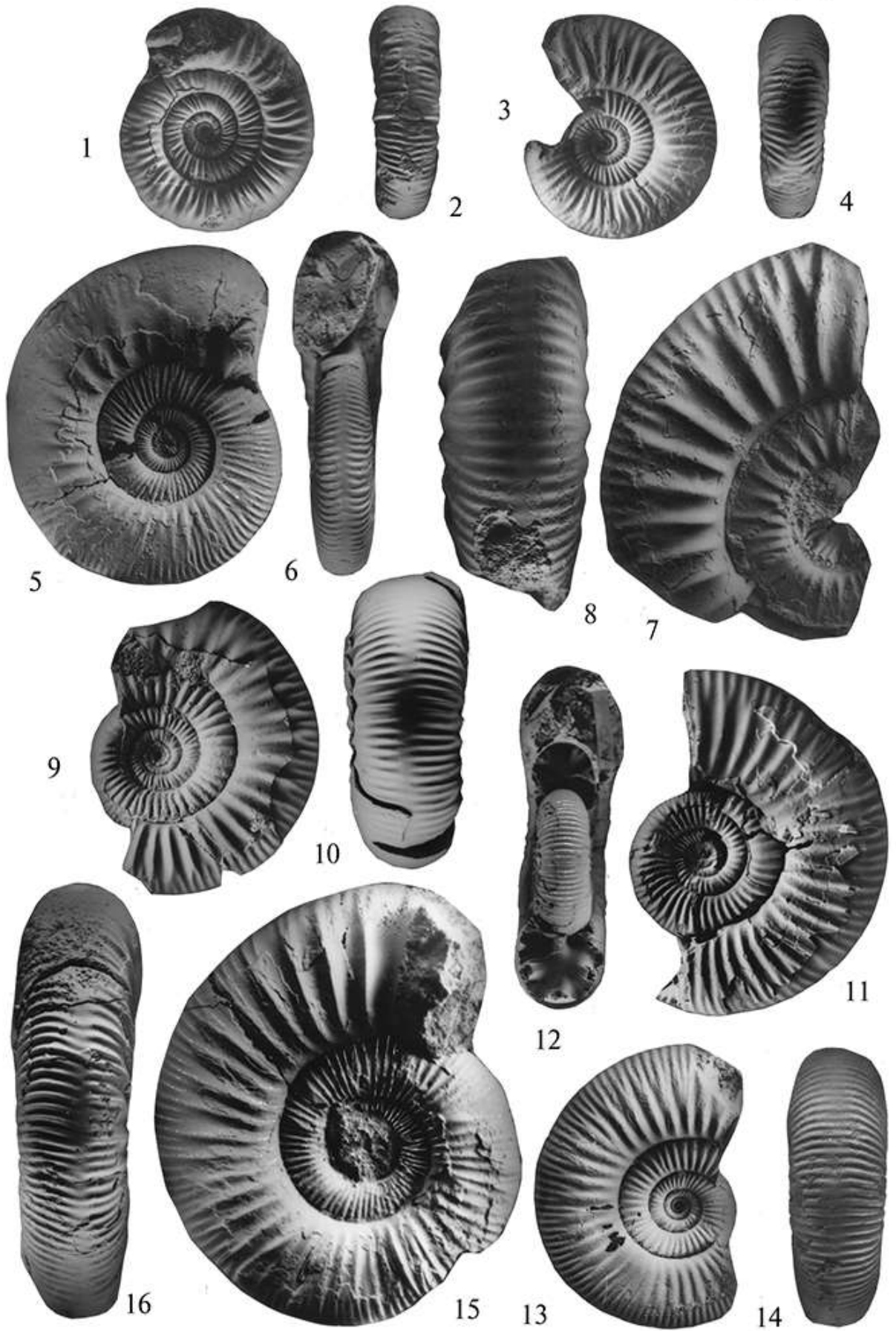
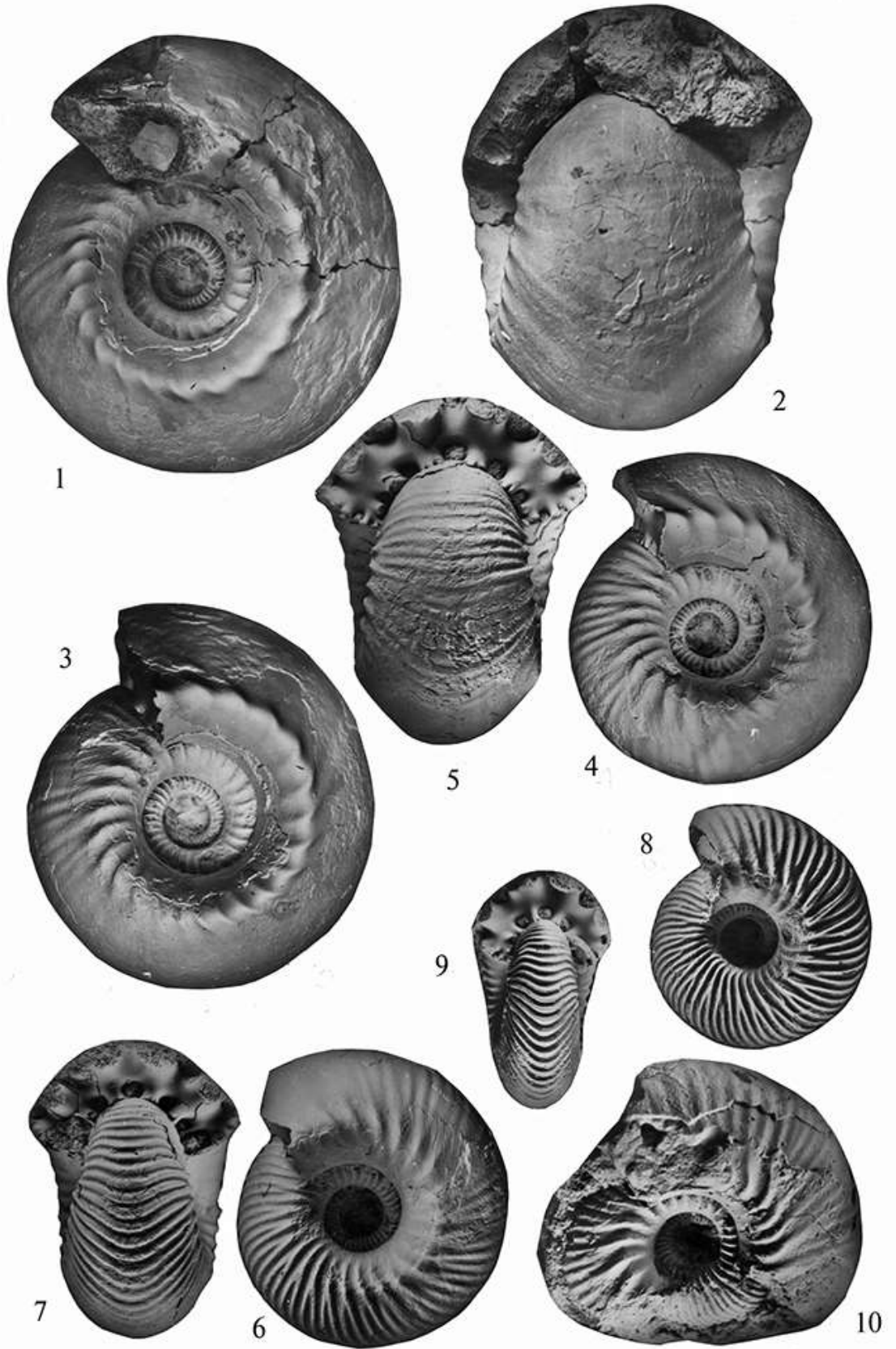


Таблица 57





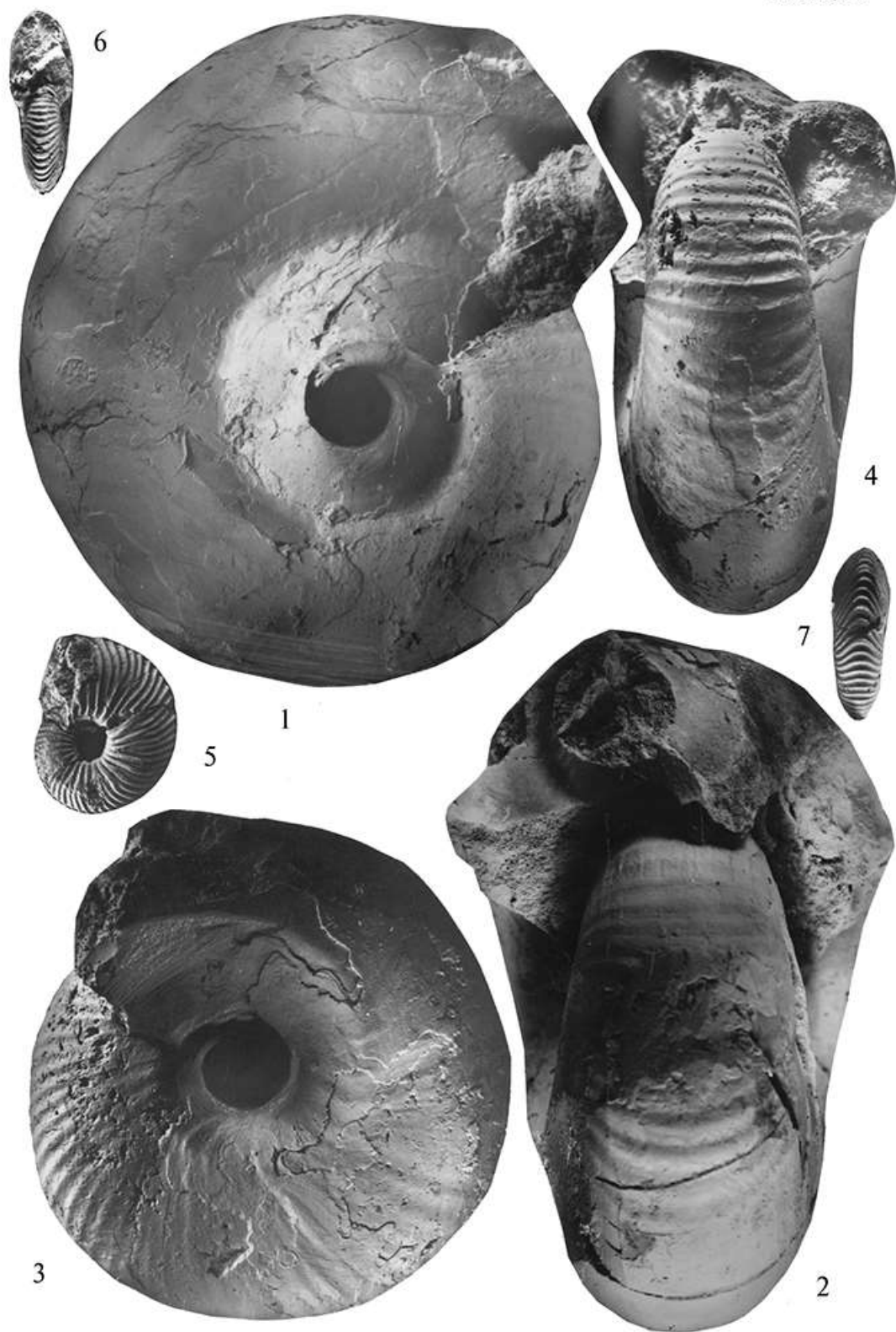
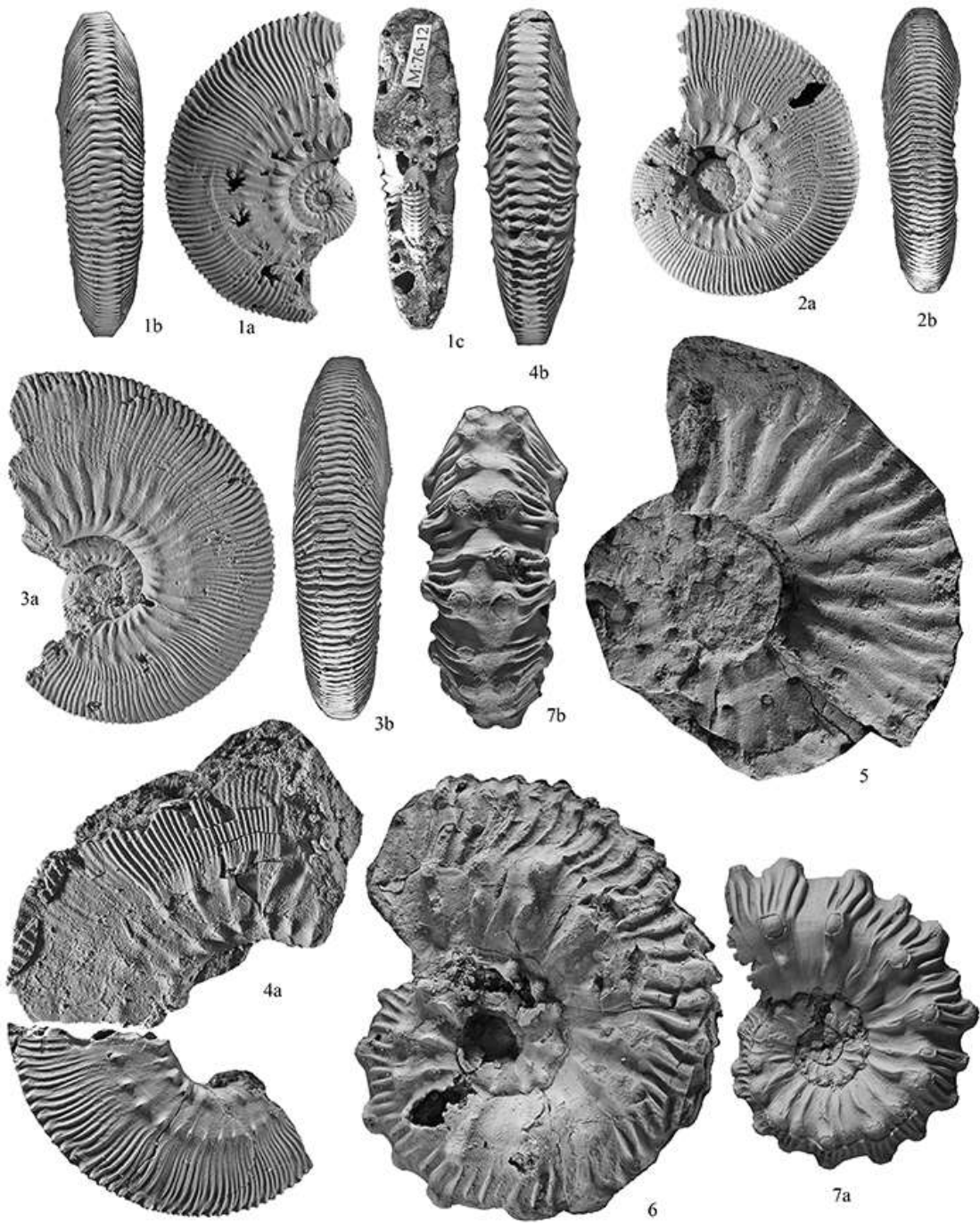




Таблица 60



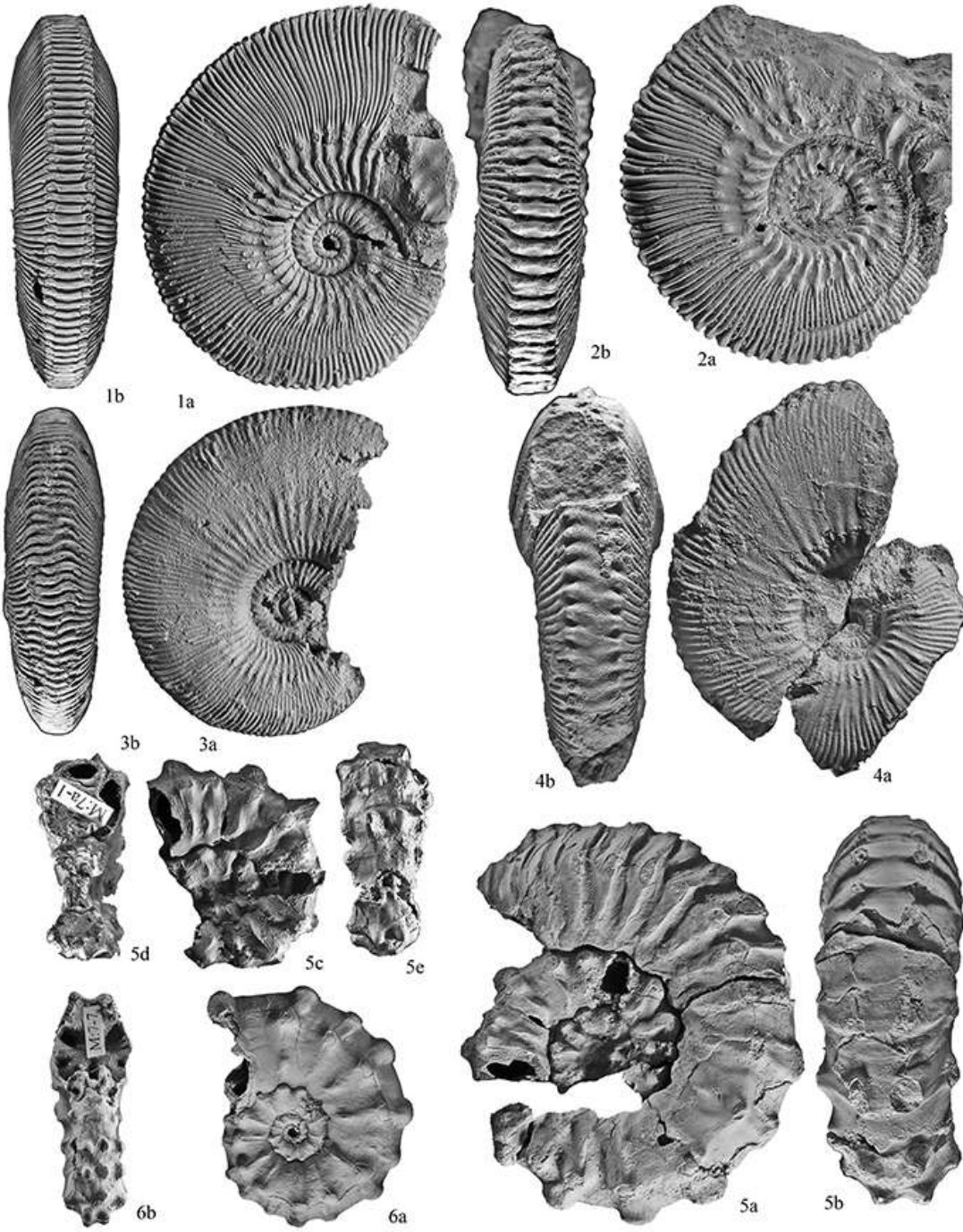
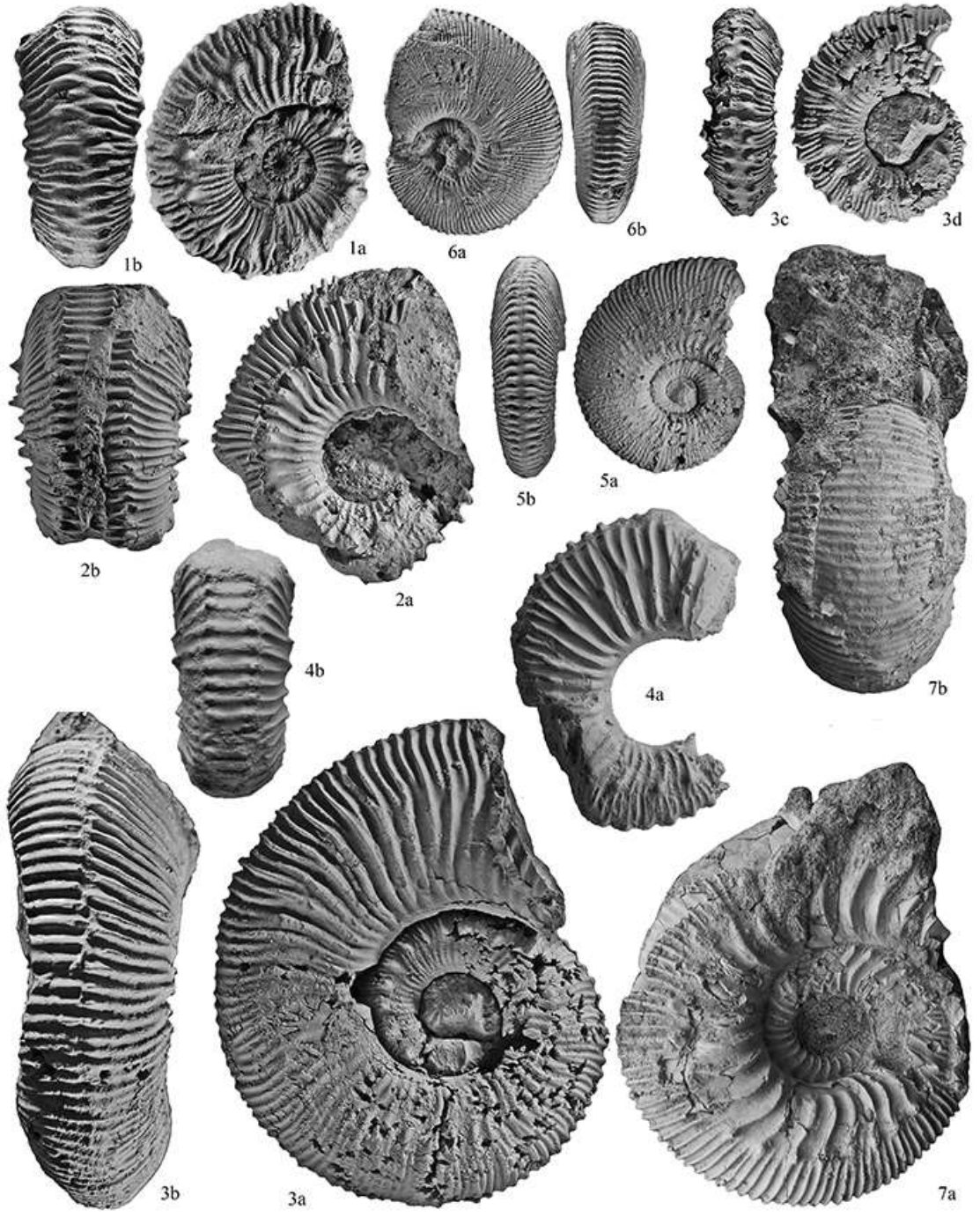


Таблица 62





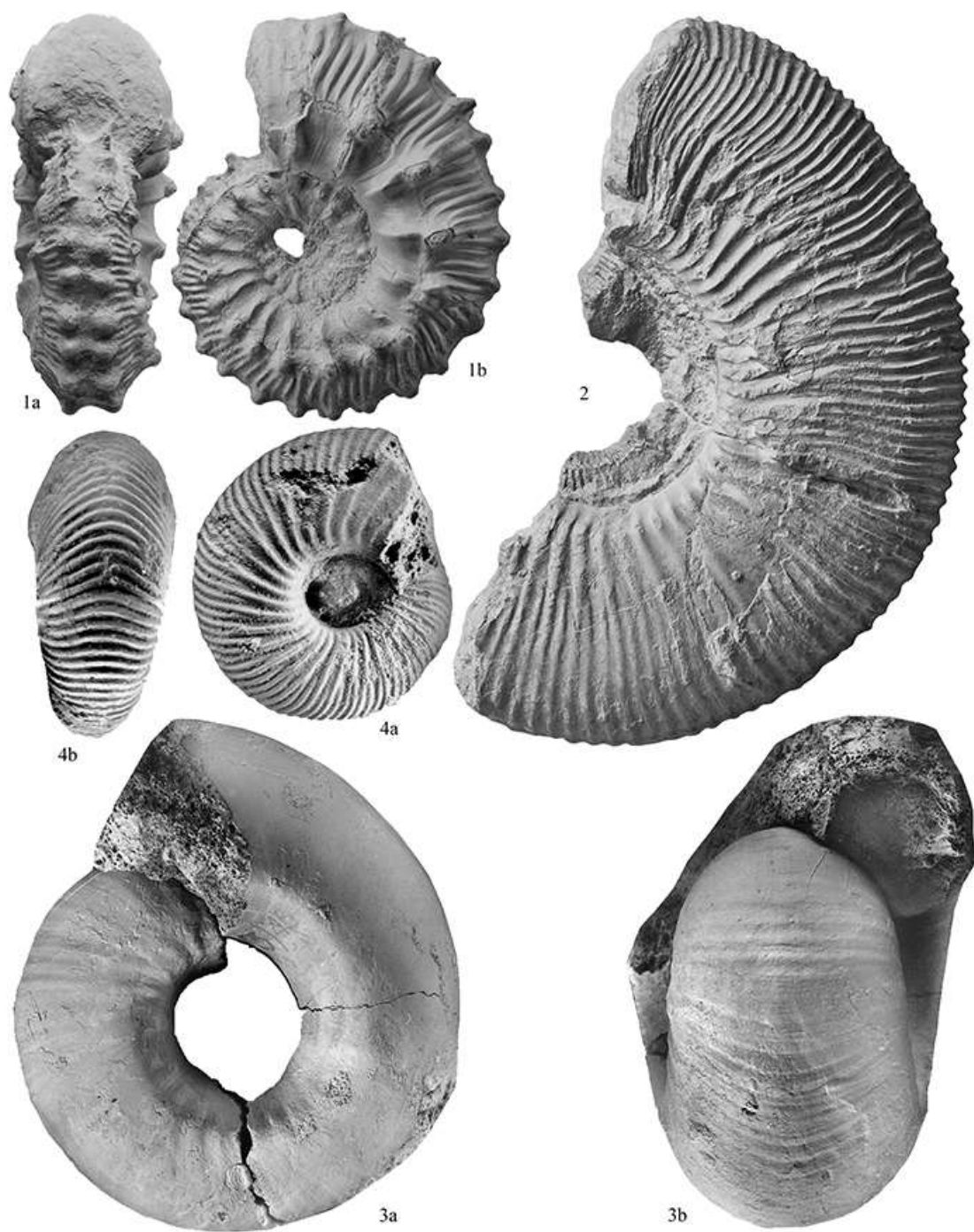
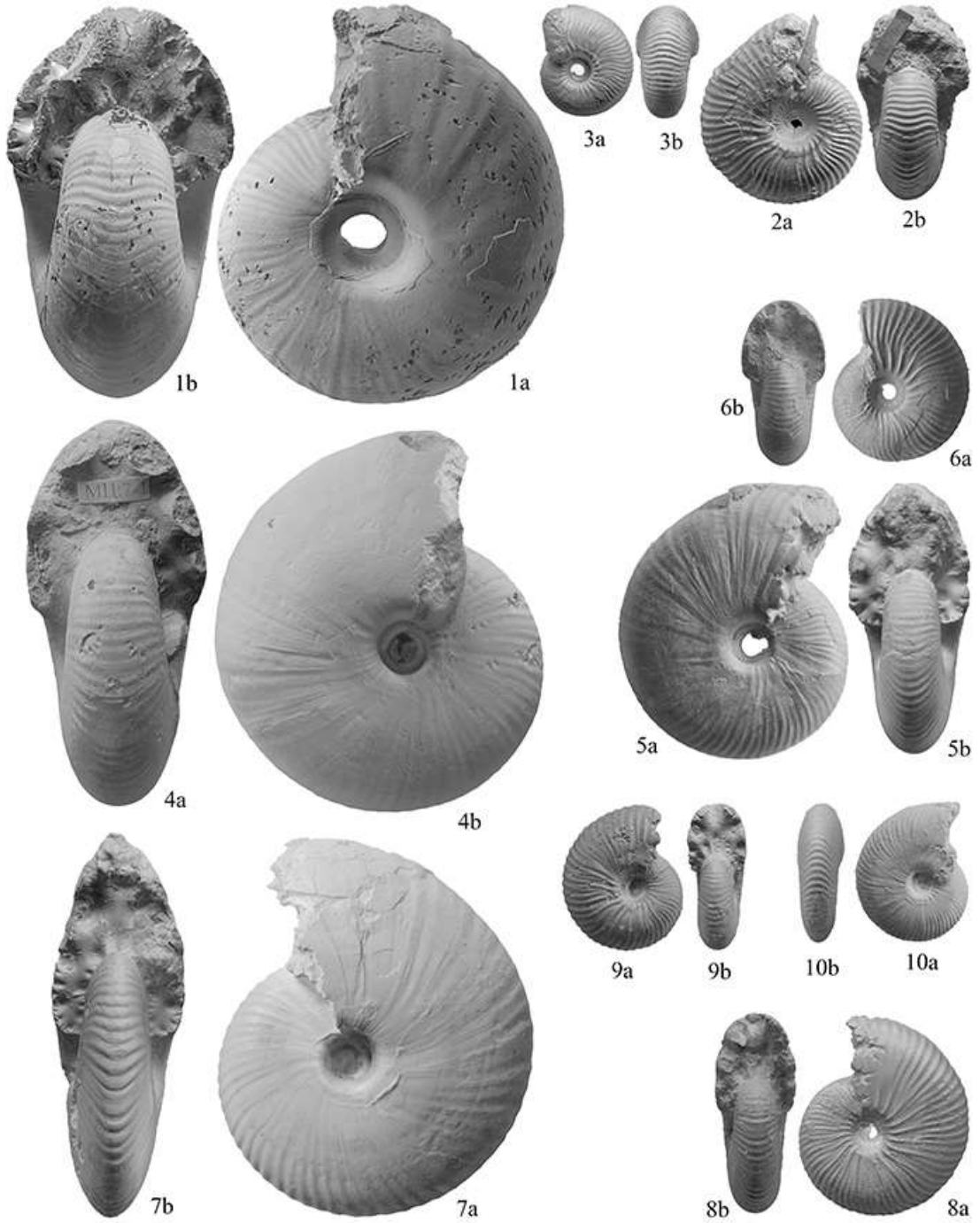
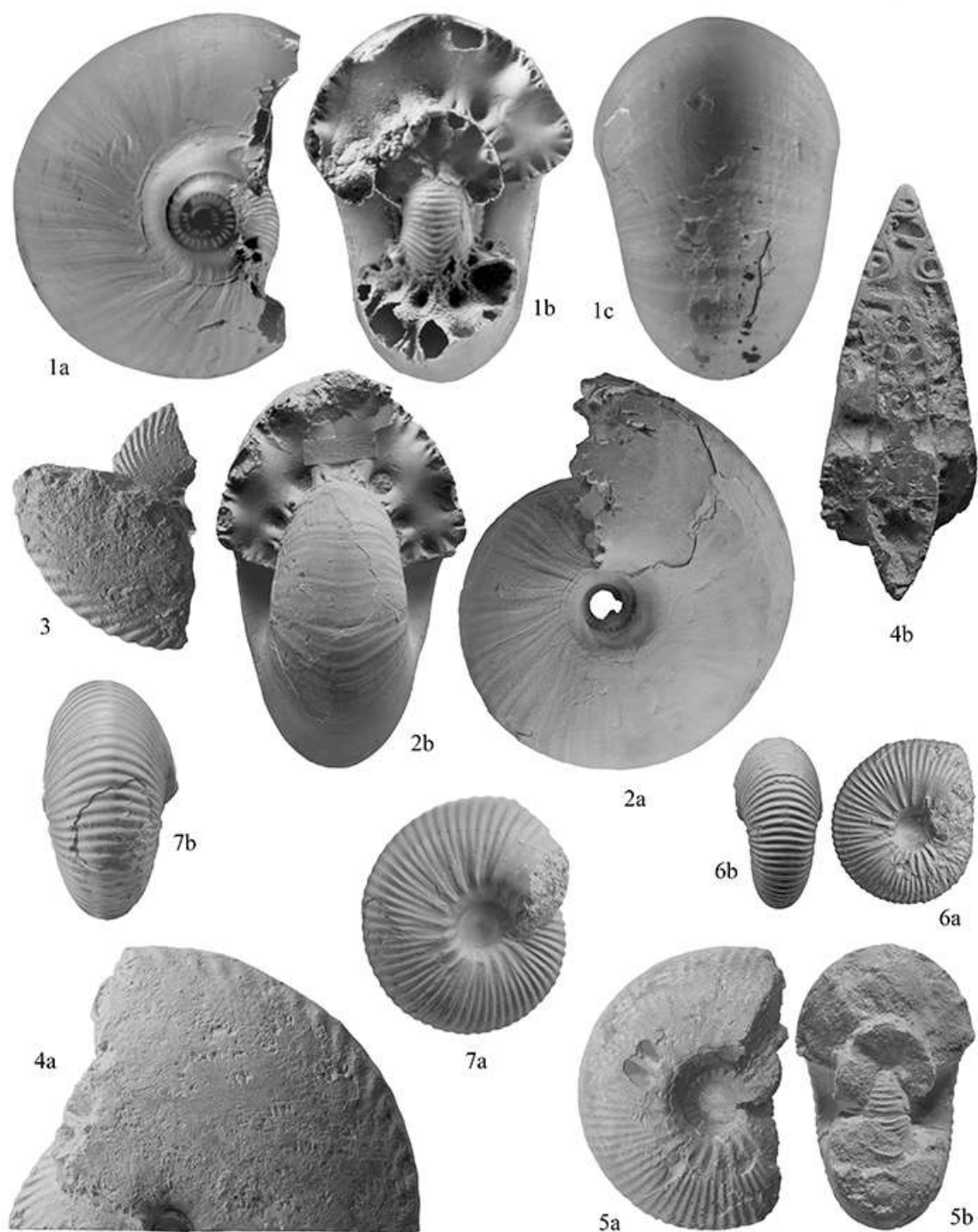
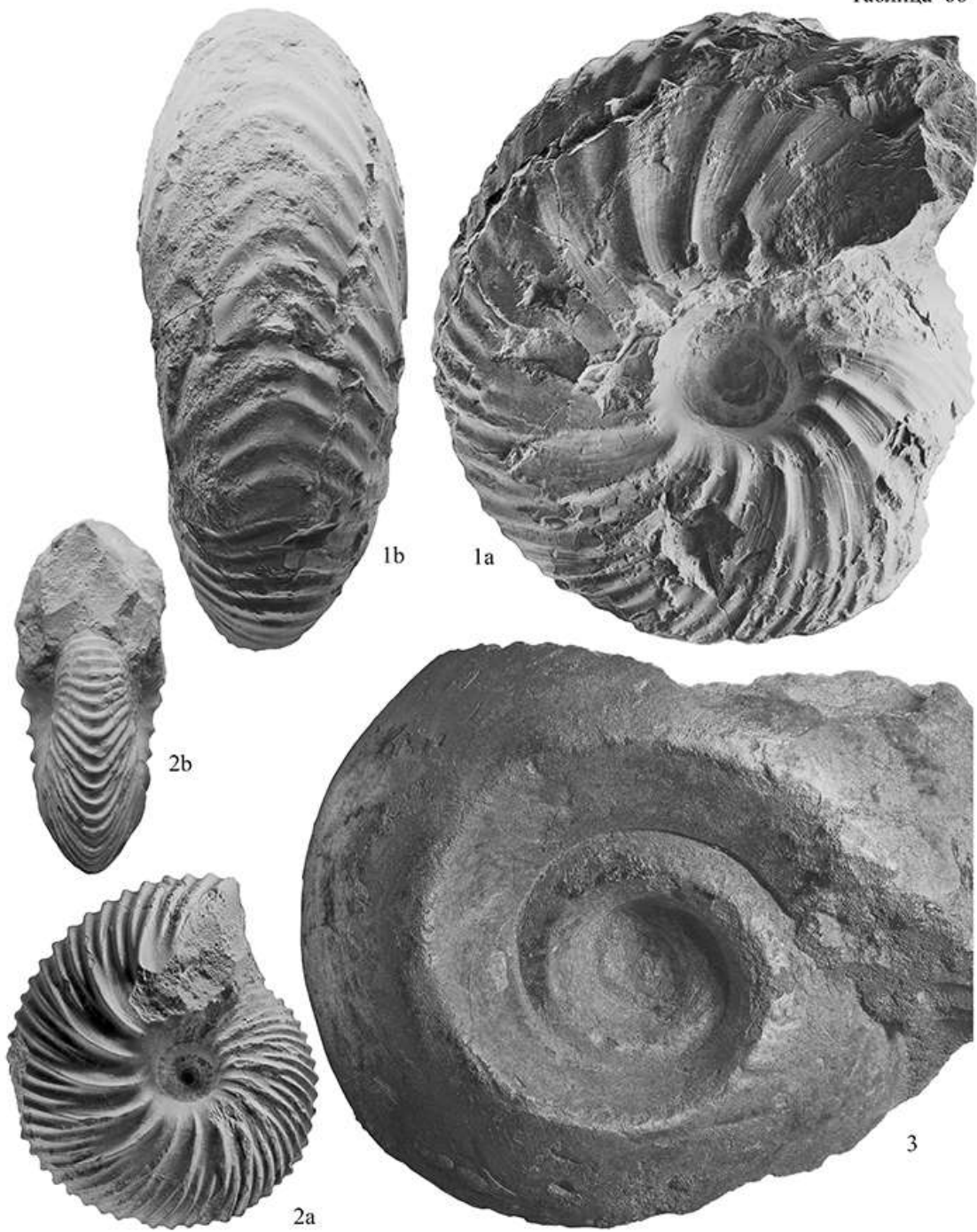
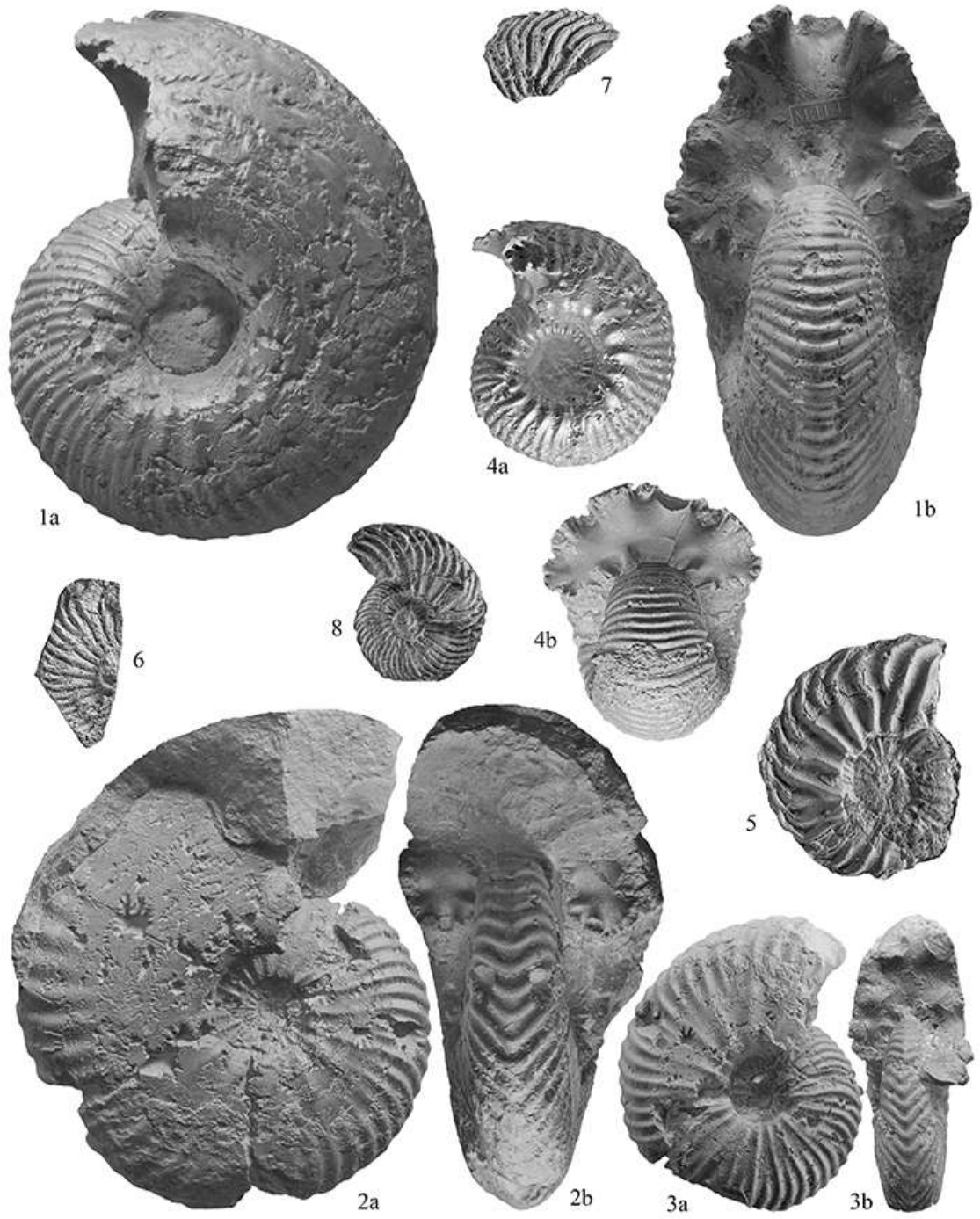


Таблица 64









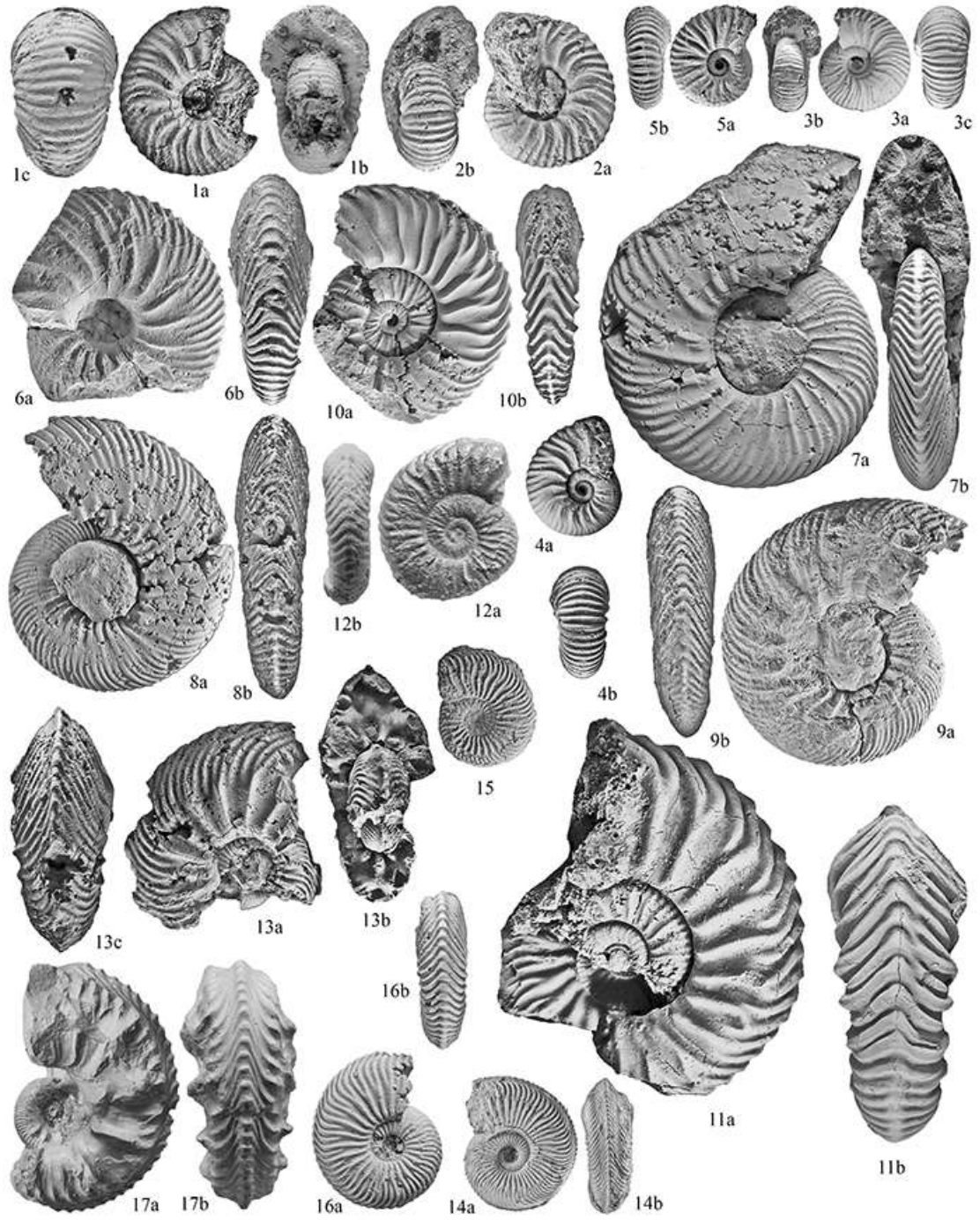
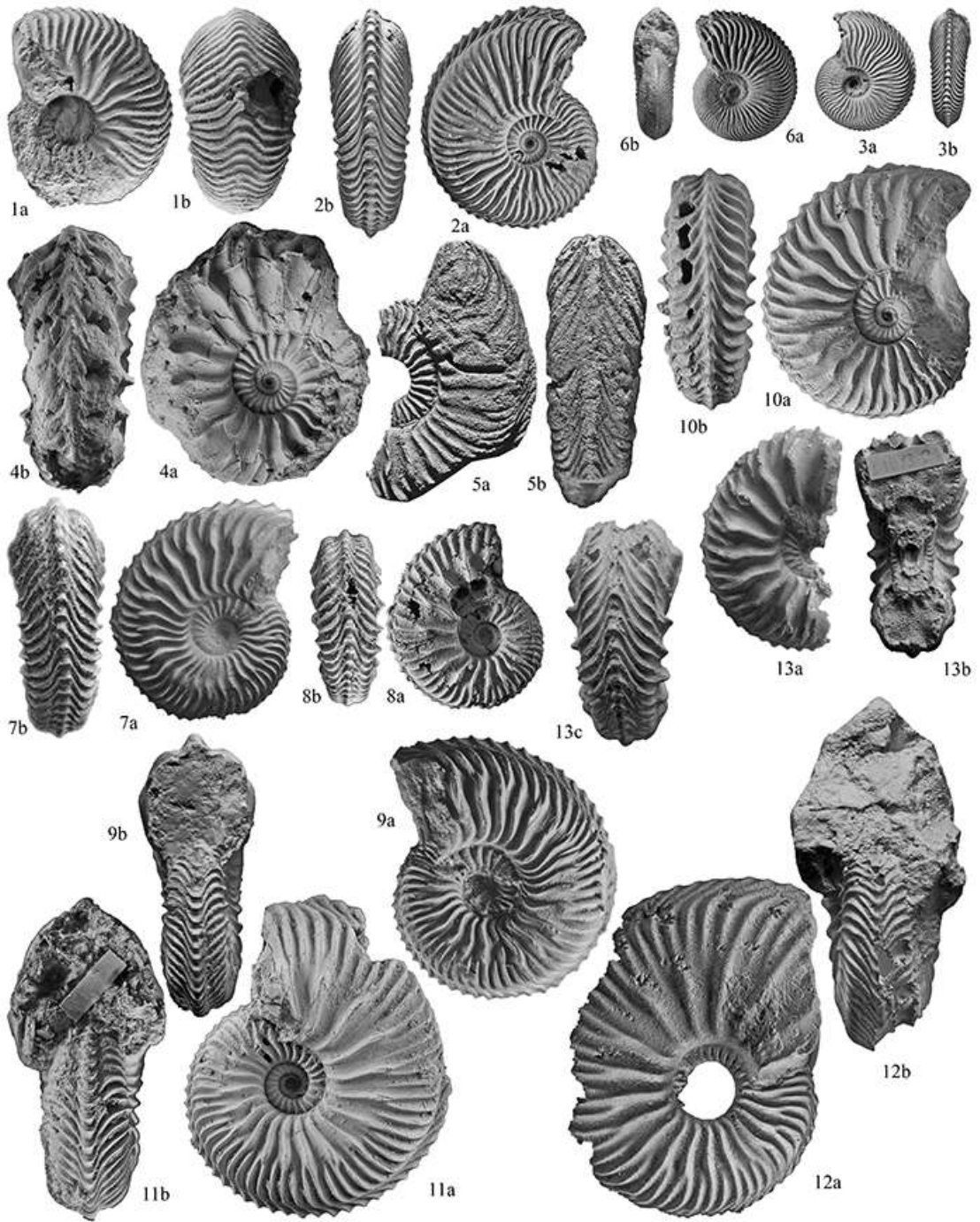
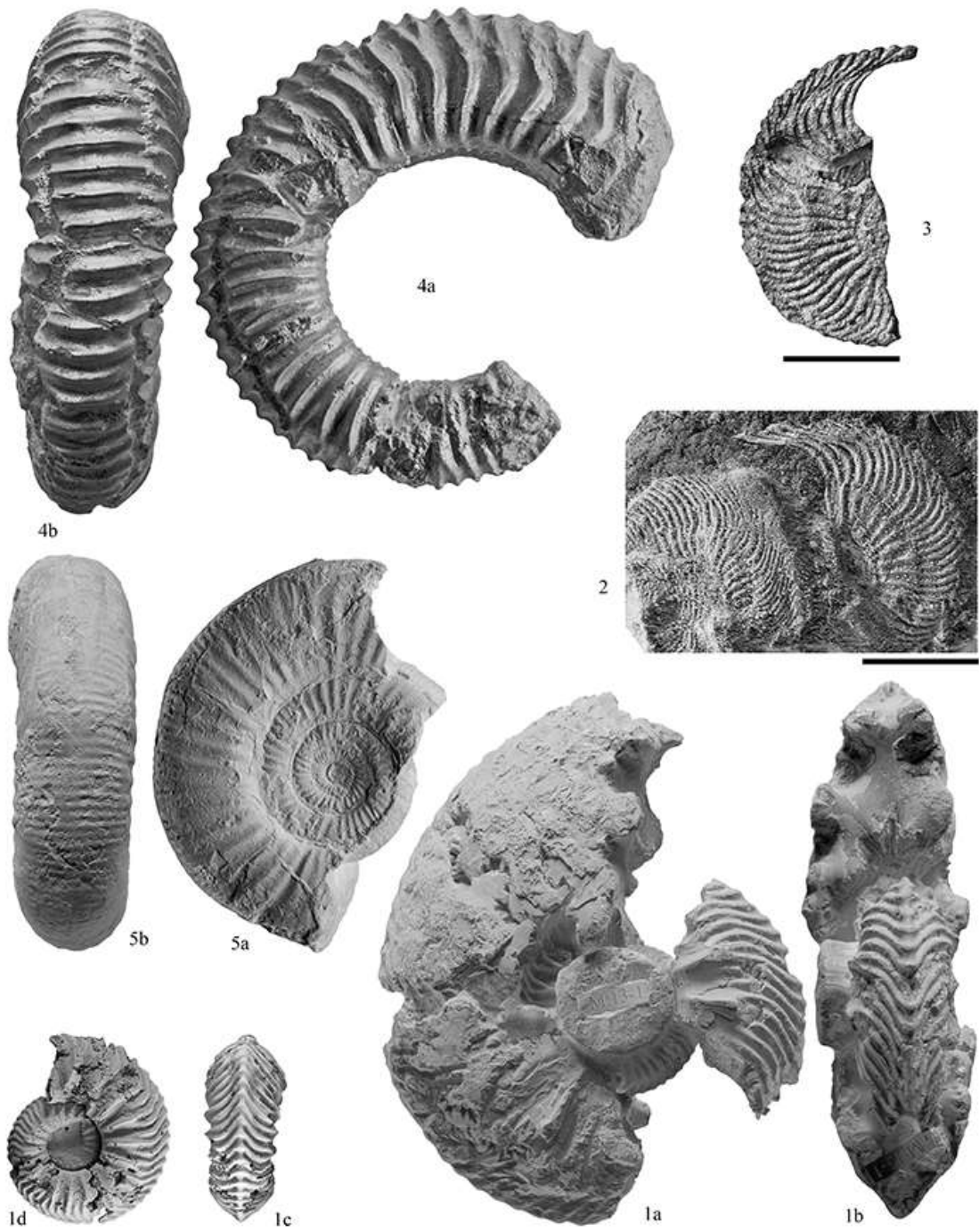




Таблица 69







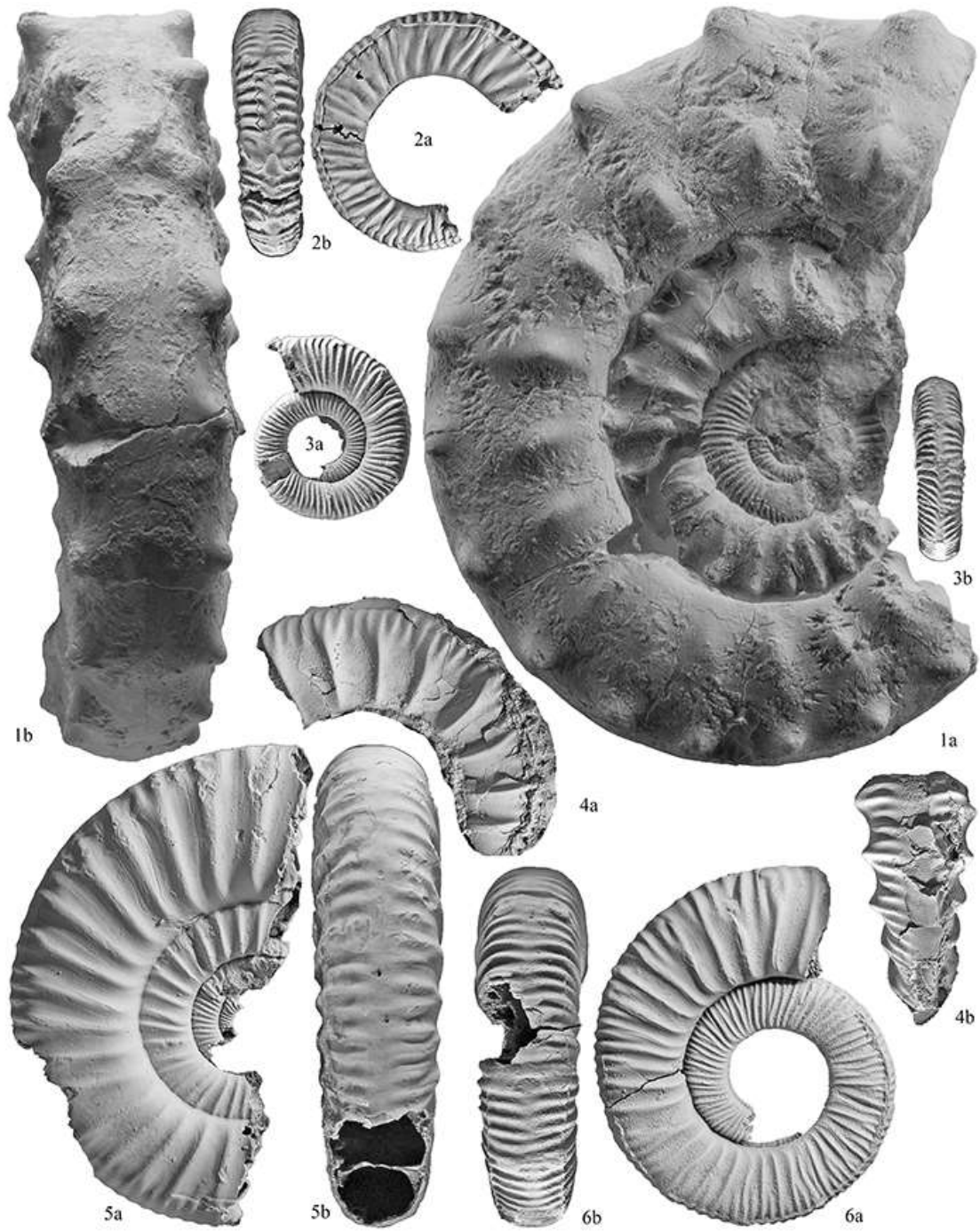


Таблица 72

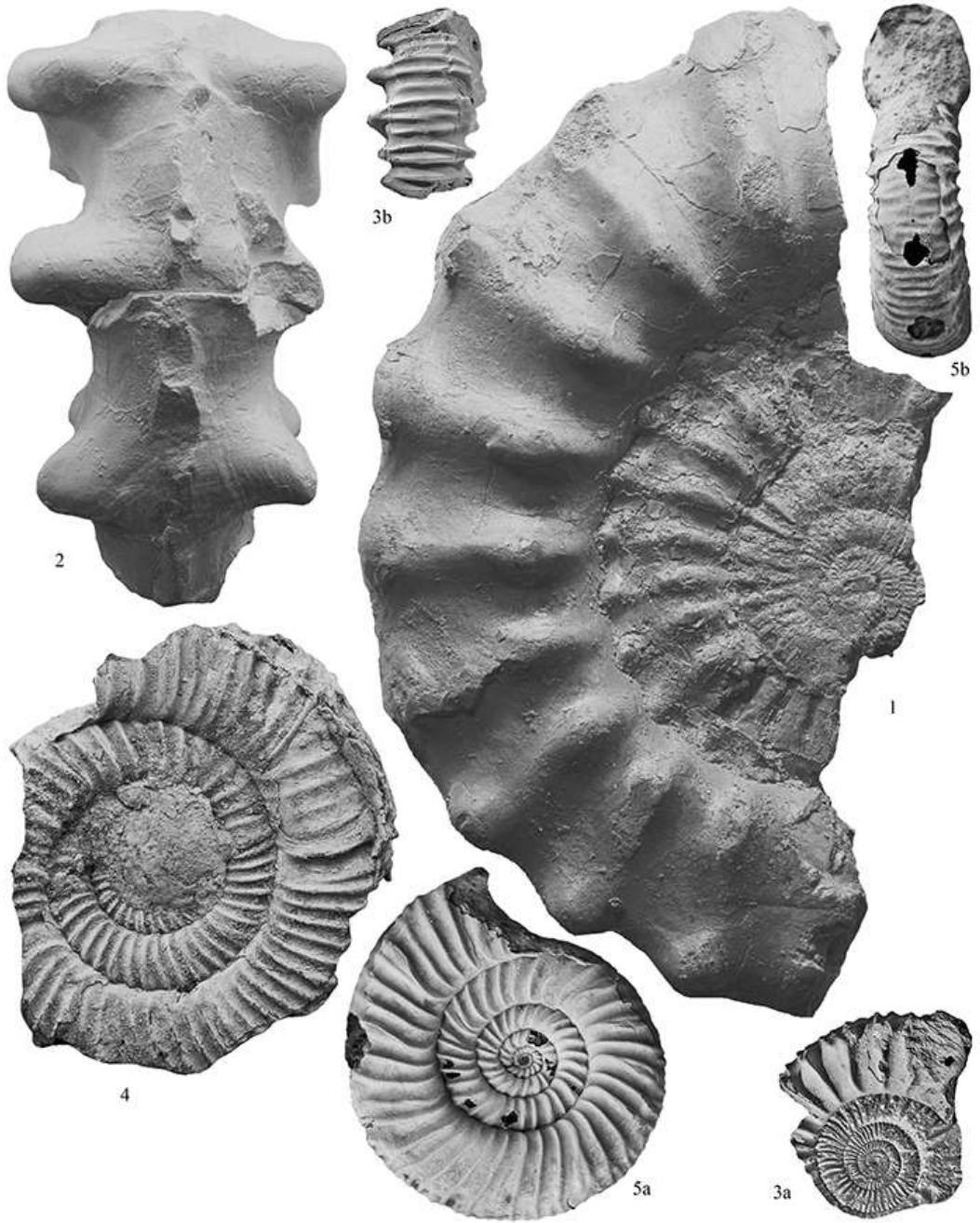
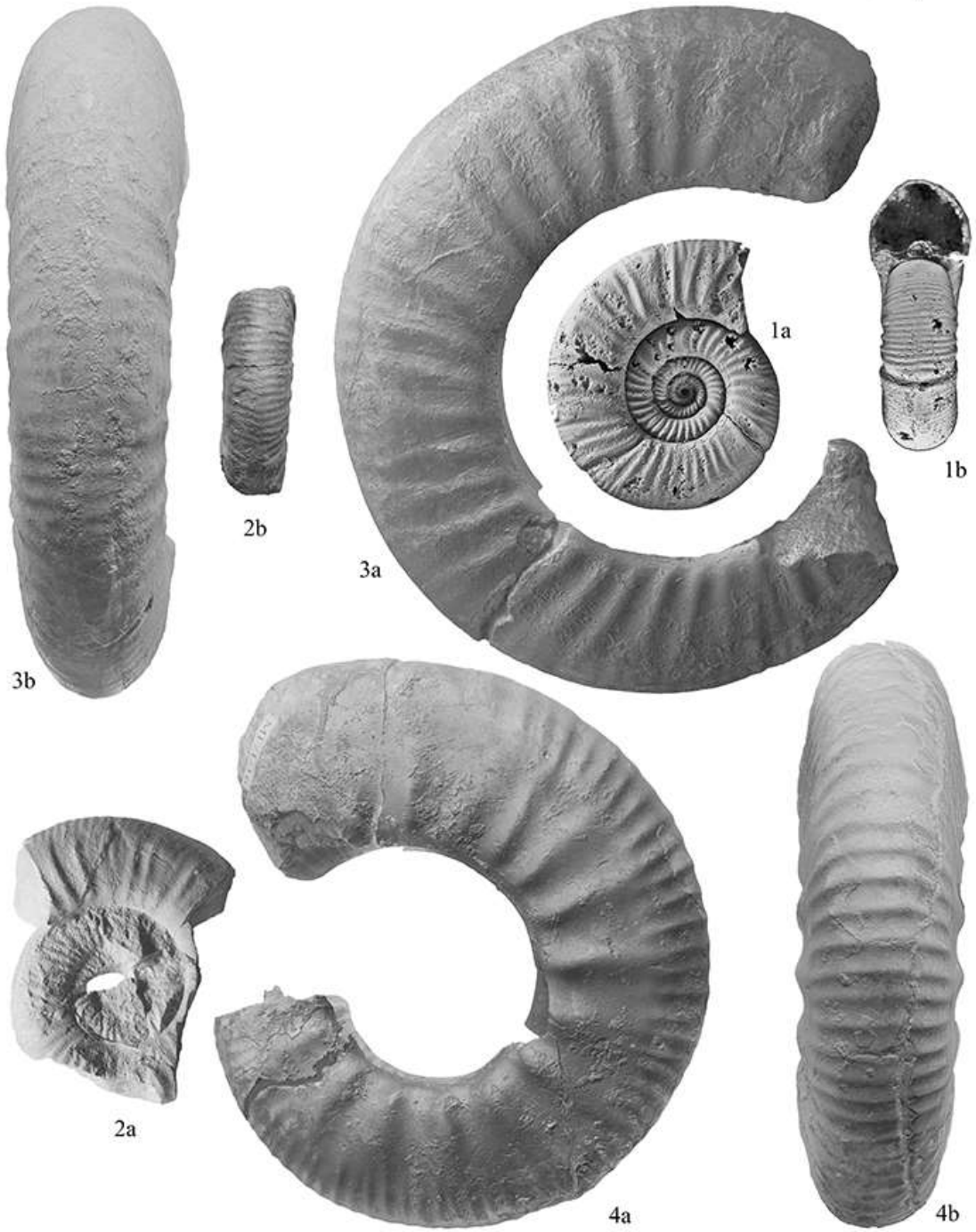


Таблица 73



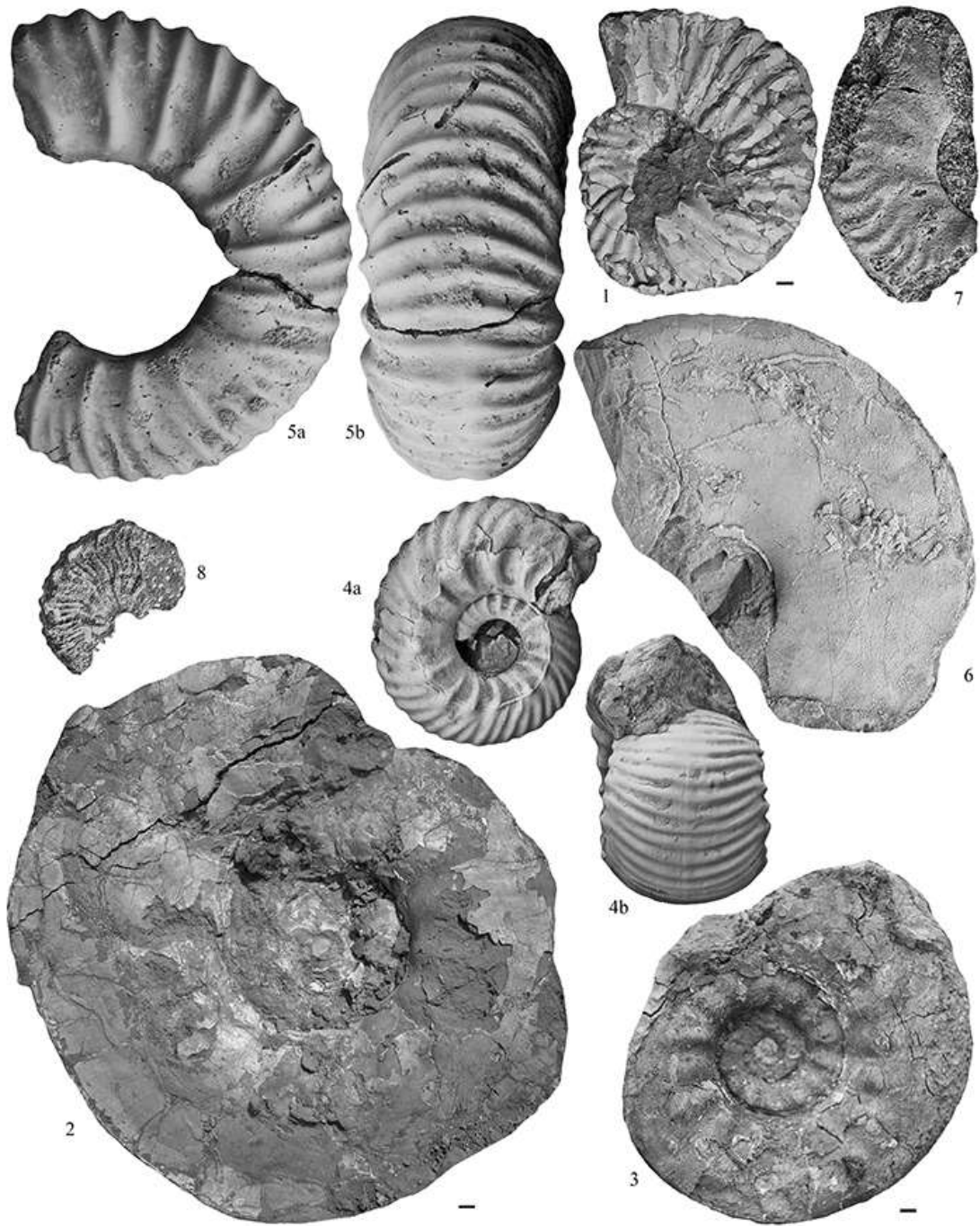


Таблица 75

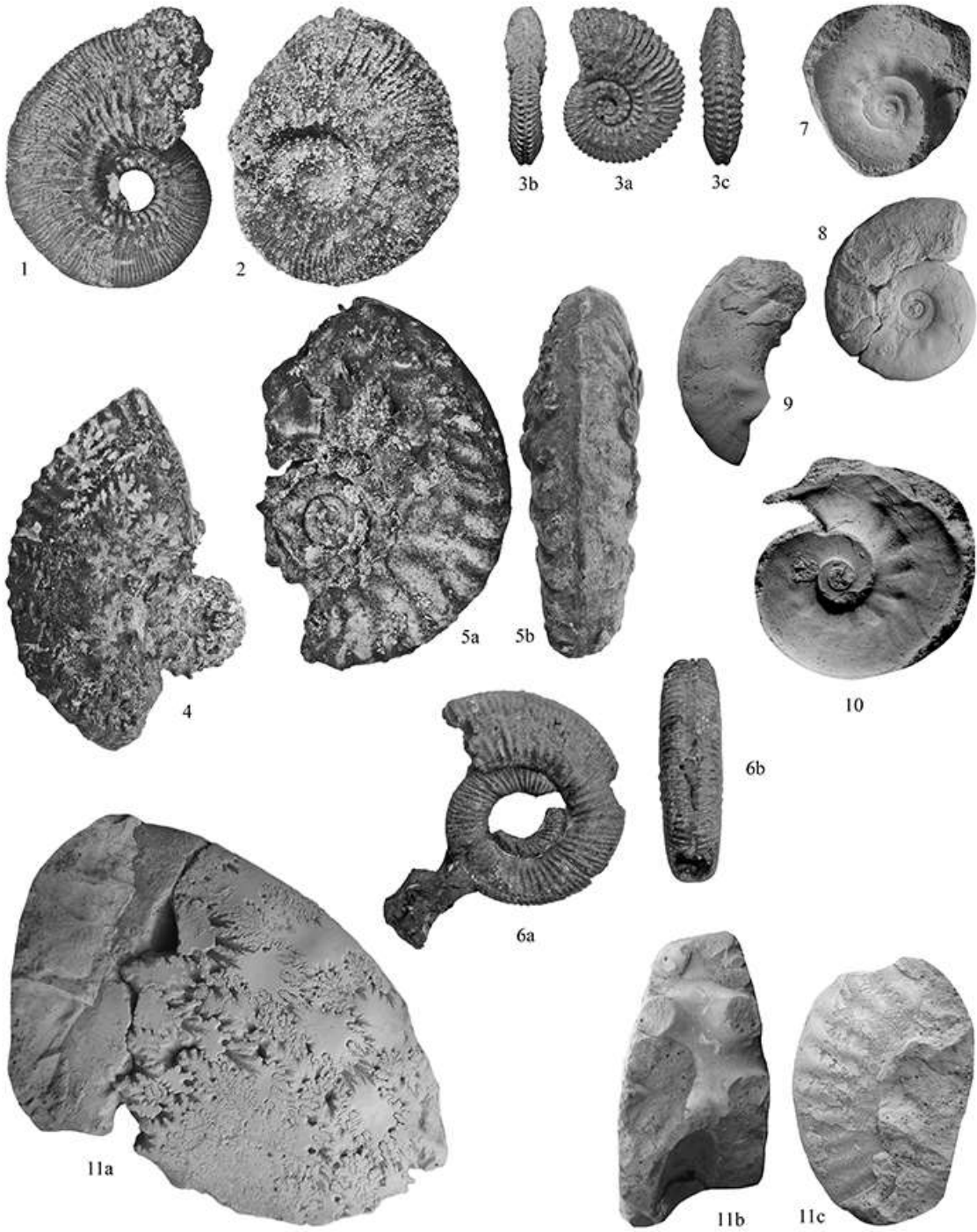


Таблица 76

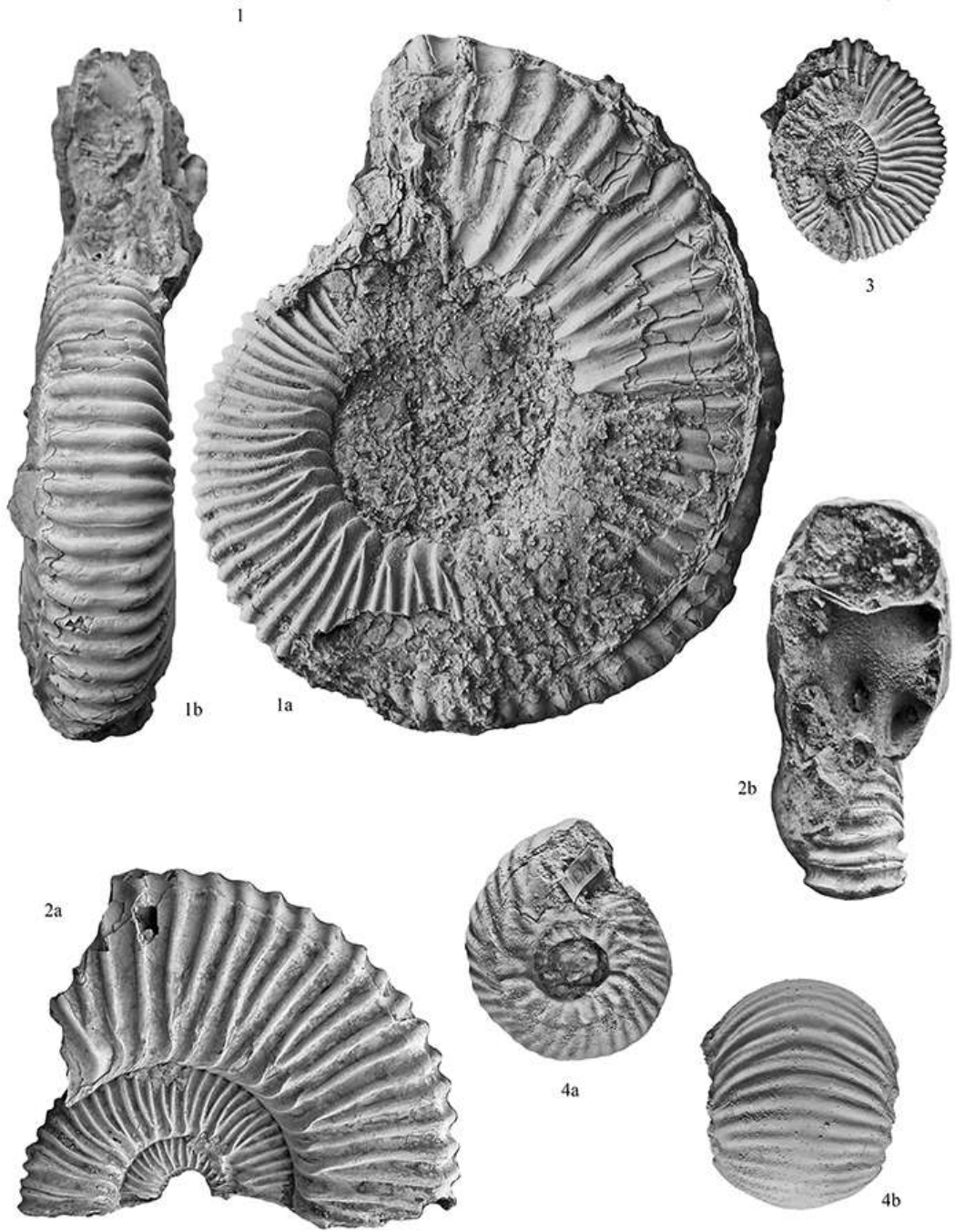




Таблица 77

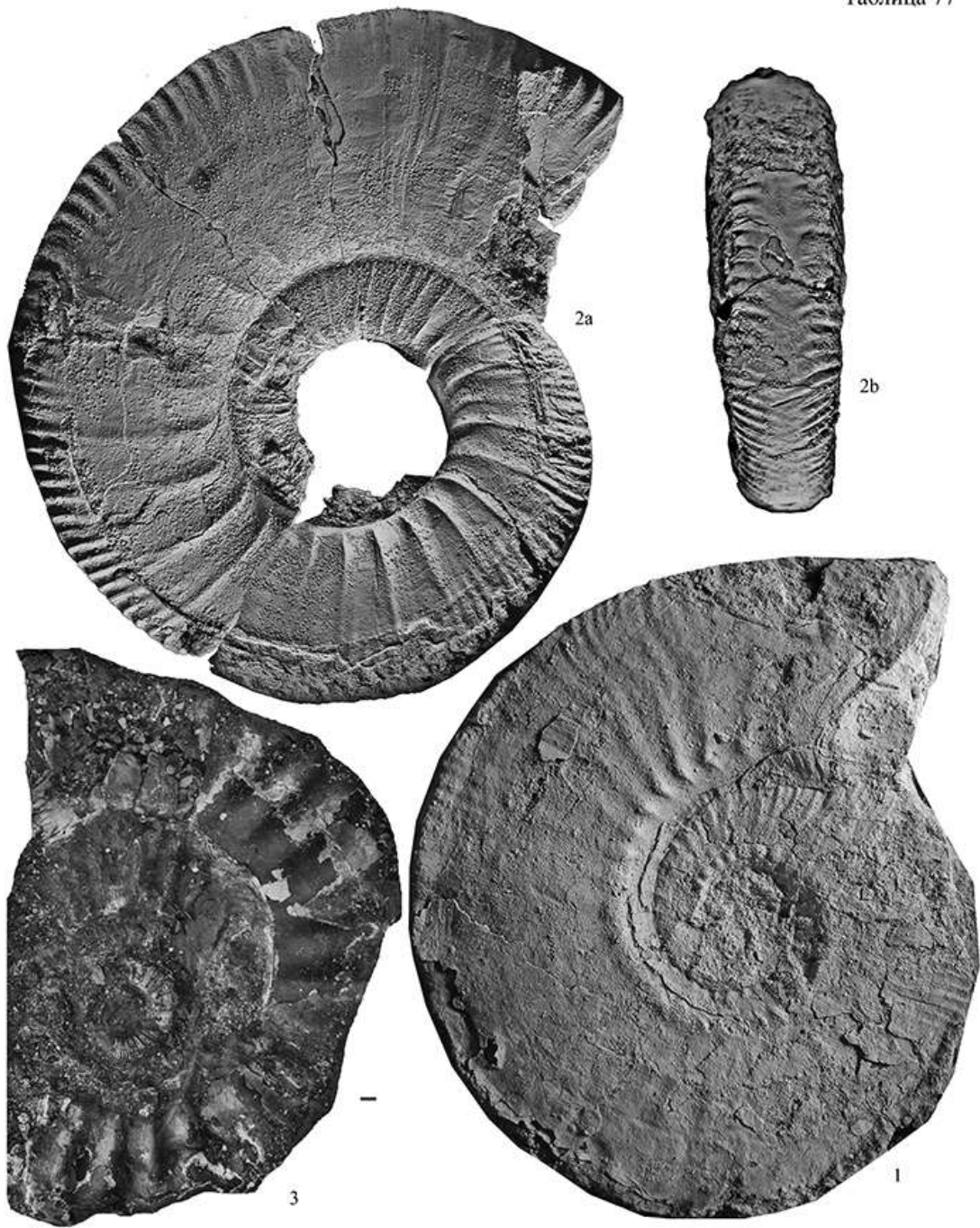


Таблица 78

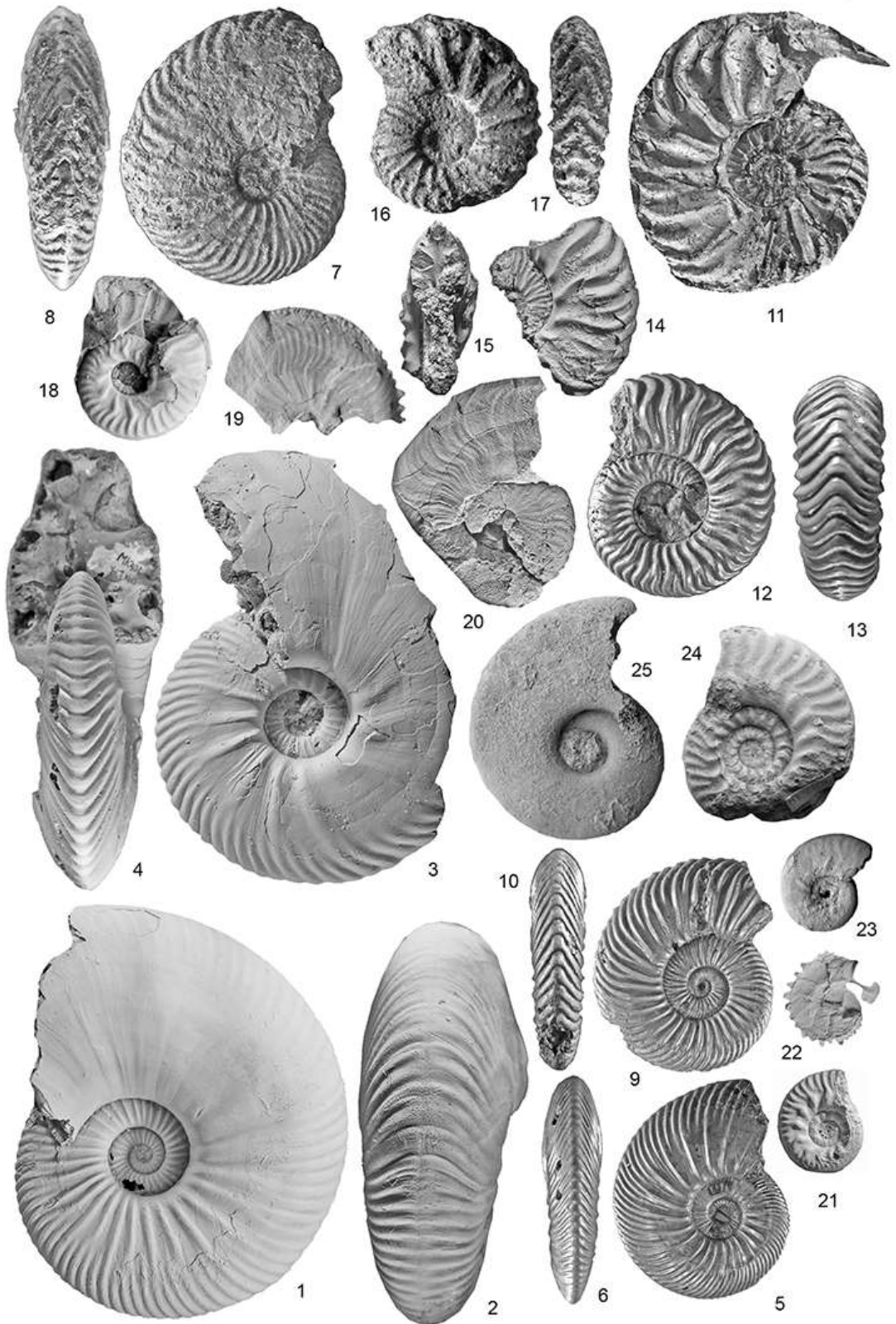




Таблица 79

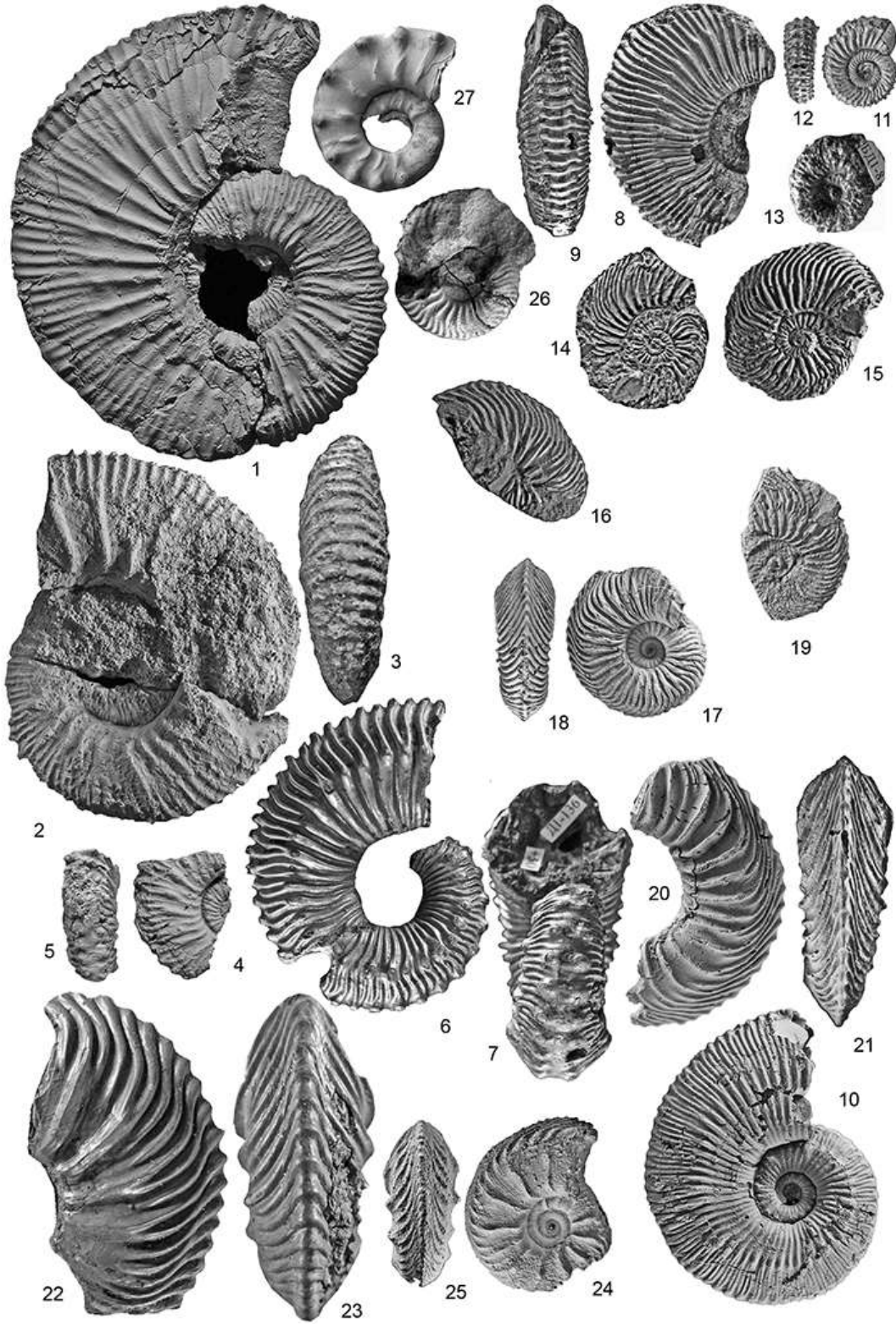


Таблица 80

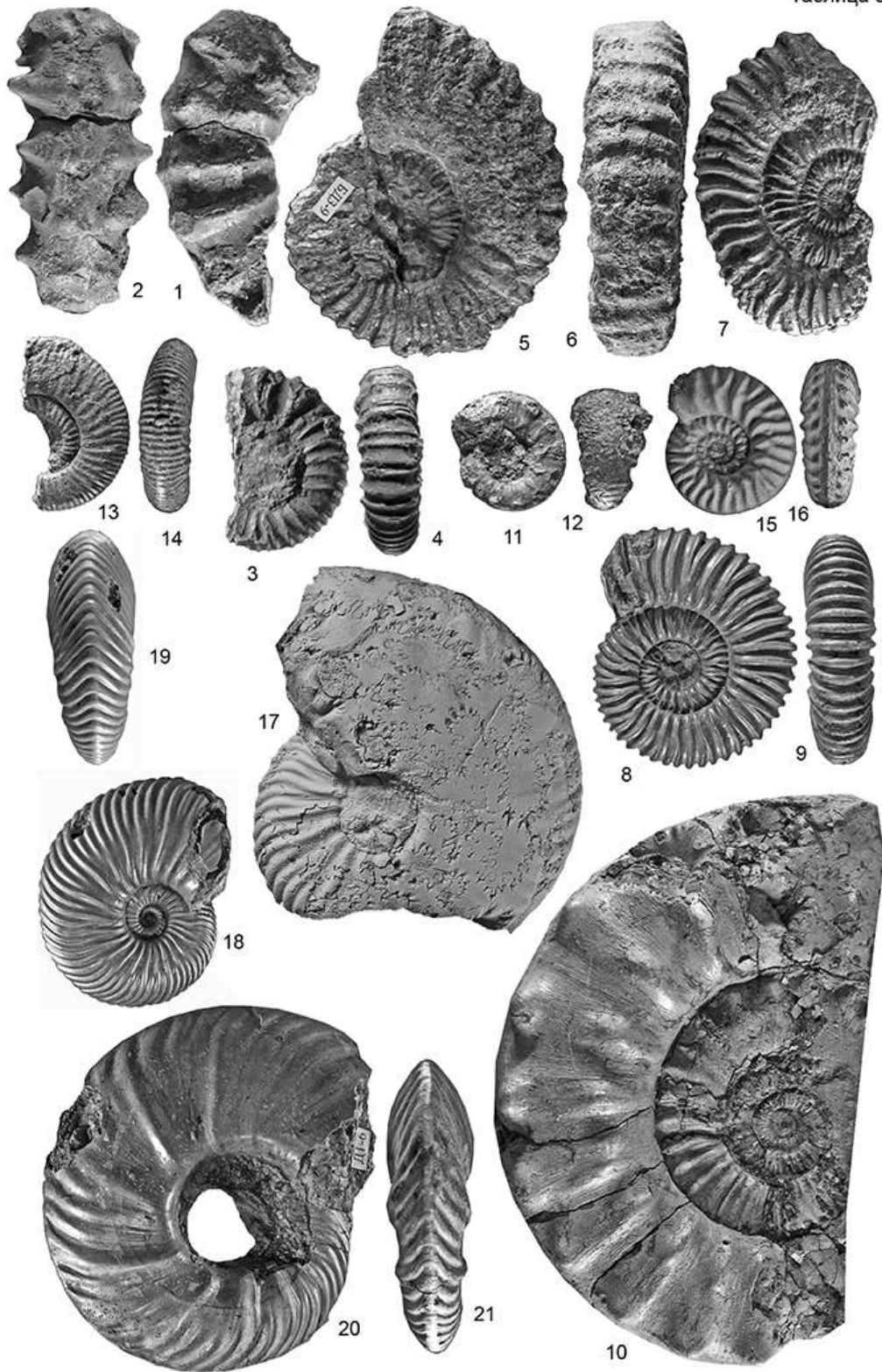


Таблица 81

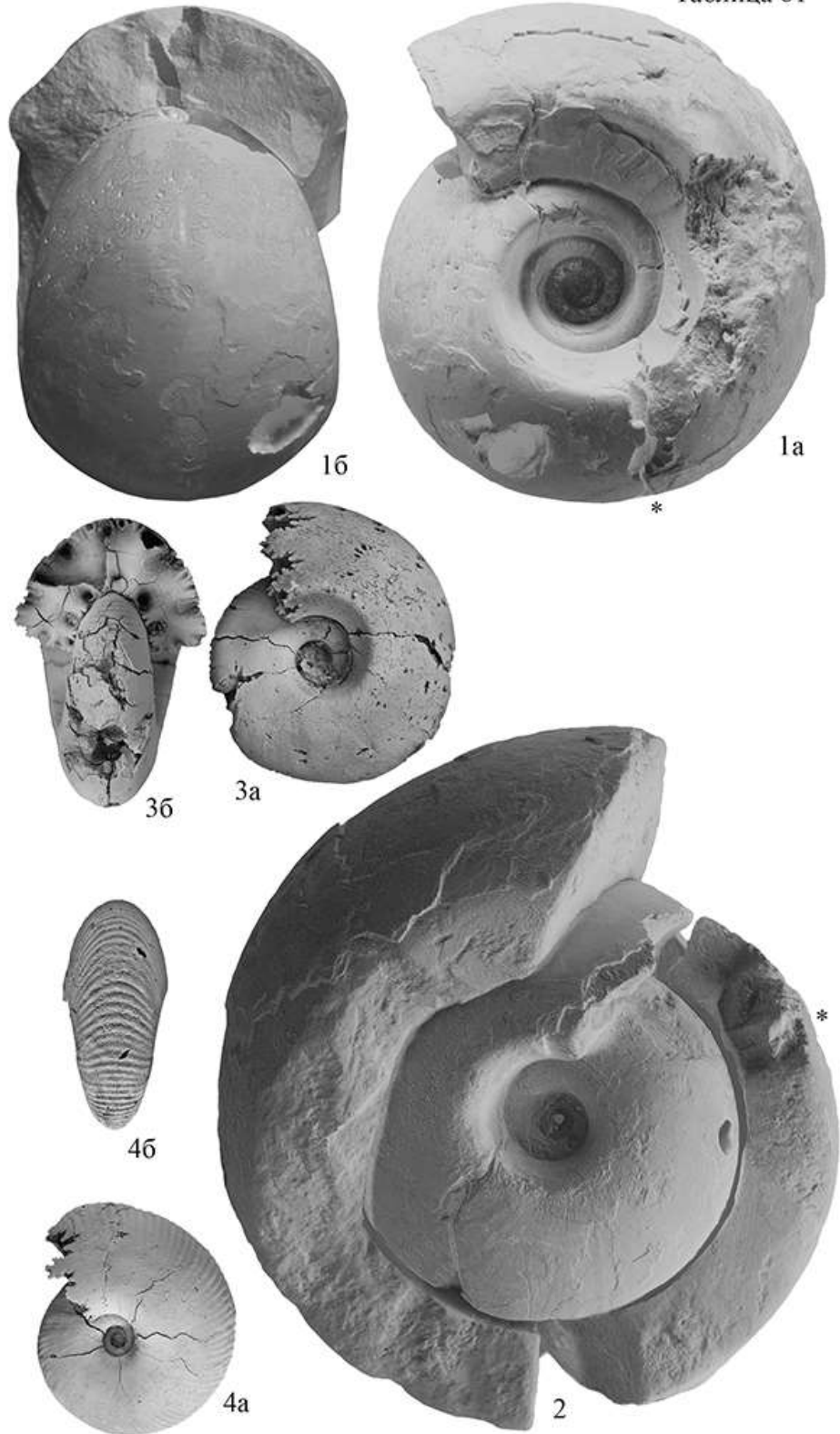


Таблица 82

