

Головоногие в морских экосистемах палеозоя

И.С. Барсков, М.С. Бойко, В.А. Коновалова, Т.Б. Леонова, С.В. Николаева.

Палеонтологический институт Российской Академии наук, Профсоюзная 123, Москва, 117997

Россия, e-mail: tleon@paleo.ru, konovalovavera@mail.ru

(Это русскоязычный текст к статье Barskov et al. 2008. *Cephalopods in the Marine Ecosystems of the Paleozoic* // *Paleontological Journal*, 2008, Vol. 42, No. 11, DOI: 10.1134/S0031030108110014).

Авторы посвящают свою работу памяти А. А. Шевырева.

Введение

Цефалоподы – крупнейшая и разнообразнейшая группа морской биоты палеозоя. К настоящему времени описано около полутора тысяч валидных номинативных родов и более четырех тысяч видов. На протяжении последнего столетия о палеозойских цефалоподах написаны многие сотни статей, созданы фундаментальные работы по всем основным группам и временным интервалам. Достаточно полно изучено историческое развитие крупных таксонов, их морфологическое и таксономическое разнообразие, прослежена динамика разнообразия, показано прикладное биостратиграфическое значение, явившееся основой временной периодизации позднего палеозоя. Онтогенетические исследования палеозойских аммоноидей стали основой онто-филогенетического метода в палеонтологии и позволили выявить важные закономерности эволюции, имеющие общебиологическое значение. Все эти накопленные знания были в известной степени обобщены полстолетия назад в фундаментальных сводках, в «Основах палеонтологии» (Руженцев, ред., 1962) и «Treatise on Invertebrate Paleontology. Part K, Part L» (Moore, ed., 1957, 1964). В последние десятилетия во всех указанных выше направлениях были получены новые знания и, кроме того, получили развитие некоторые нетрадиционные методы исследования палеозойских цефалопод (микроструктурное изучение, математические методы).

Все эти многочисленные и разнообразные исследования показывают, что в палеозое цефалоподы представляли одну из основных частей экологической структуры морских экосистем и играли важную роль в эволюции биосферы в целом. Вместе с тем, наши знания об экологии и образе жизни ископаемых цефалопод далеко не достаточны, и это направление остается наименее разработанным. До сих пор и в научной, и в учебной, и в просветительской литературе преобладает мнение о том, что вообще все цефалоподы на протяжении длительной истории их эволюции занимали в экологической пирамиде моря место активных пелагических хищников. Основано оно, по-видимому, на совершенно безосновательном переносе на всю обширную и морфологически разнообразную группу ископаемых цефалопод представлений об образе жизни наиболее известных современных представителей этого класса моллюсков. Хотя и среди современных цефалопод активные пелагические хищники составляют менее половины всего таксоцена.

Можно назвать лишь около десятка статей, в которых рассматривался образ жизни ископаемых цефалопод с наружной раковиной. Эти работы посвящены отдельным родам и видам с необычной морфологией (см. краткий обзор: Shevyrev, 2005). В американских сводках (Moore, 1964) имеются сведения лишь об образе жизни современного наутилуса. В «Основах палеонтологии» имеется небольшой раздел, где в обобщенном виде высказываются соображения об образе жизни некоторых ископаемых представителей (Шиманский, 1962). Работы, в которых обсуждаются общие проблемы адаптивной специализации ископаемых цефалопод, экогенеза отдельных групп, что важно для понимания их места и роли в экосистемах геологического прошлого, практически отсутствуют. Первая попытка создать общую схему адаптивной специализации ископаемых цефалопод была предпринята Луи Долло (1922). Обоснованию выделения жизненных форм по конструктивным особенностям раковины как гидростатического аппарата посвящены работы И.С. Барского (1976, 1988, 1989 и др.)

Основной задачей, стоявшей перед авторами, было применение функционального и экологического подходов к изучению сообщества палеозойских цефалопод в целом. Первая

глава посвящена обсуждению общего состояния макросистемы палеозойских цефалопод.

Причиной разнообразия предложенных к настоящему времени вариантов макросистемы и отсутствие единого понимания ранга и содержания высших таксонов является чисто морфологический подход к их выделению. Предпринимается попытка использовать для обоснования различий в планах строения и, соответственно, ранга основных групп палеозойских цефалопод морфо-функциональный подход. Принципиальные различия в планах строения, позволяющие обосновать отрядный ранг, связаны с главными различиями в способах управления плавучестью и ориентированным положением в воде в рамках исходного архетипа класса.

Во второй главе тот же морфо-функциональный подход применяется для обоснования и выявления критериев выделения адаптивных типов – жизненных форм цефалопод с различной морфологией. Их основой является оценка потенциальных возможностей обитания в различных адаптивных зонах моря, которые зависят от особенностей геометрической формы раковины, механизмов поддержания ориентированного положения в воде и других морфологических черт, влияющих на гидростатические и гидродинамические характеристики животных с газово-жидкостным поплавком.

В третьей главе на основании выработанных критериев впервые выделены жизненные формы в составе каждого из 23 принятых отрядов, прослеживаются особенности экогенеза на протяжении всего времени существования отрядов. Рассматривается экологическая структура всего таксоцена цефалопод и прослежены ее изменения и изменения таксономического состава в каждой из жизненных форм на протяжении палеозоя и их связь с изменениями абиотической обстановки.

Четвертая глава посвящена детальному рассмотрению эволюции видовой экологической структуры сообществ аммоноидей Уральского палеобассейна на протяжении от раннего девона до ранней перми включительно, связи изменений экологической структуры и таксономического состава аммоноидей с особенностями геологической истории бассейна.

Авторы выражают искреннюю благодарность проф. Л. А. Невесской и д.б.н. Е. Б. Наймарк за ценные советы и конструктивные замечания, оказавшие большую помощь при подготовке книги к печати. Работа выполнена при финансовой поддержке Программы фундаментальных исследований Президиума РАН «Происхождение и эволюция биосферы» (Подпрограмма II). Направление 5. Проблема коэволюции абиотических и биотических событий.

Оглавление.

Глава 1. Функциональная интерпретация плана строения таксонов отрядного ранга.

1.1. Состояние современной системы цефалопод

1.2 .Функциональная интерпретация морфологических признаков раковины цефалопод

1.3. Совершенствование и регулирование плавучести

1.4.Ориентация и поддержание ориентированного положения.

1. 5. Планы строения и основные направления эволюции цефалопод отрядного ранга.

Глава 2. Жизненные формы цефалопод

2.1. Общее понятие о жизненных формах

2.2. Понятие о жизненных формах цефалопод.

2.3. Экологическое (адаптивное) значение конструктивных особенностей наружной раковины ископаемых цефалопод, критерии и методы выделения среди них жизненных форм.

2.4. Жизненные формы цефалопод с согнутой раковиной

2.5. Жизненные формы цефалопод с прямой раковиной.

2.6. Жизненные формы цефалопод с планоспиральной раковиной

2.7. Жизненные формы цефалопод с планоспиральной раковиной с несоприкасающимися оборотами

2.8. Жизненные формы цефалопод со спирально конической раковиной

2.9. Жизненные формы цефалопод с гетероморфной раковиной

Глава 3. Экологическая специализация и экогенез палеозойских цефалопод

3.1. Экологическая структура современного таксоцена цефалопод

3.2. Экологическая структура палеозойских цефалопод

3.3. Морфологическое разнообразие жизненных форм и экогенез таксоцена цефалопод в палеозое.

**Глава 4. Экологическая структура палеозойских сообществ аммоноидей
Уральского палеобассейна.**

4.1. Общие сведения

4.2. Экологическая структура палеозойских сообществ аммоноидей Урала.

4.3.1. Ранний девон.

4.3.2. Средний девон.

4.3.3. Поздний девон.

4.3.4. Миссисипий (ранний карбон).

4.3.5. Пенсильваний (средний и поздний карбон)

4.3.6. Ранняя Пермь

Заключение

Список литературы

Глава 1. Функциональная интерпретация плана строения таксонов отрядного ранга.

1.1. Состояние современной системы цефалопод

Несмотря на интенсивные поиски разумной системы цефалопод на уровне мегатаксонов, проводившиеся на протяжении второй половины 20 века, среди исследователей нет достаточного согласия о количестве отрядов и подклассов, то есть о планах строения внутри архетипа класса (Flower, Kummel, 1950; Flower, 1964; Шиманский, Журавлева, 1961, Donovan, 1964; Teichert, 1967, 1988; Zeiss, 1969; Журавлева, 1972; Salvini-Plawen, 1980; House, 1981; Друшци Шиманский, 1982; Старобогатов, 1983; Leonova, 2002; Шевырев, 2005, 2006а, 2006б и др.). Существенно различаются подходы исследователей к классификации, что выражается в подразделении класса на два или на ряд (до 8) подклассов. Несколько больше согласия в понимании отрядов, но и здесь количество признаваемых отрядных группировок колеблется от 15 до 30. Последний обзор макросистемы предпринят А. А. Шевыревым (2005, 2006а, 2006б). К сожалению, и эта система, как и предлагавшиеся ранее, представляет собой не более как очередную перетасовку отрядных группировок, часть из которых является общепринятыми, а часть признается лишь отдельными авторами. Но и общепринятые отряды перебывали в системах разных авторов в составе всех подклассов. Главной причиной неуспеха в построении макросистемы, по нашему мнению, является то, что при выделении отрядов и при объединении их в подклассы, сравнительный таксономический анализ проводится по морфологическим признакам раковины и/или ее элементов без оценки их функциональной и экологической роли. Степень различия и таксономический вес признаков разными исследователями оцениваются по-разному. Это делает невозможным согласовать мнения о числе отрядных группировок ископаемых цефалопод и об их объединении в более высокие категории. По нашему мнению, критерием, позволяющим судить о различиях в плане строения, является функциональная интерпретация морфологических особенностей строения раковины. У современных форм описание морфологического состояния

анатомических признаков мягкого тела, имеющих проверяемое экспериментально физиологическое и функциональное значение, может характеризовать их план строения и, соответственно, принадлежность к разным таксонам высокого ранга. Для ископаемых форм, которые составляют около 3/4 всего многообразия цефалопод, простое описание морфологических признаков недостаточно для суждения о принципиальных различиях в плане строения, и ни к чему другому, кроме очередного перебора вариантов, привести не может. Единственной возможностью судить о различии планов строения является необходимость не только констатировать величину различий в признаках формы раковины и ее частей, но и попытаться интерпретировать функциональное значение этих различий, специфику и степень совершенства функций.

Ниже при обосновании самостоятельности отрядов будет приниматься во внимание именно возможность объяснить принципиальные особенности морфологии как проявление функциональной специфики плана строения отряда при его становлении, а также направления эволюционного развития этой специфики – то, что В. Е. Руженцев (1960) называл «основным звеном развития».

1.2 .Функциональная интерпретация морфологических признаков раковины цефалопод

Цефалоподы являются единственным классом моллюсков, происхождение которого возможно установить и проследить на конкретном фактическом палеонтологическом материале. Достоверные остатки цефалопод известны в настоящее время только с конца кембрия. Раннекембрийские роды Volbortella и Salterella, среднекембрийские Vologdinella, Olenecoceras, относившиеся ранее к цефалоподам, в настоящее время исключены из этого класса моллюсков. Таким образом, в отличие от всех других классов, ископаемые остатки которых в скелетной форме присутствуют уже отложениях раннего кембрия, первые достоверные цефалоподы известны лишь из отложений самого позднего кембрия (рода Plectronoceras, Paleoceras и Ectenolites). Поэтому имеется потенциальная возможность найти в ископаемой летописи формы, которые могут претендовать на роль предков цефалопод.

В настоящее время общепризнанно, что предками цефалопод были представители класса моноплакофор с относительно высокой конической раковиной. Вопрос происхождения цефалопод наиболее основательно обсуждался в специальных работах Т. Кобаяси (Kobayashi, 1987) и Е. Дзика (Dzik, 1981). Становление архетипа цефалопод связано с образованием в апикальных частях раковины поперечных перегородок и сифона, что позволило сформировать газово-жидкостный поплавок и выйти в новую адаптивную зону – пелагиаль, недоступную в то время другим моллюскам. Сплошные поперечные перегородки имеются в апикальных частях раковины во многих группах гастропод, а также у ископаемых: хиолитов, тентакулитов, которых иногда объединяют в класс моллюсков Coniconchia, и у кембрийских (*Helcionella*, *Knightoconus*) моноплакофор (Yochelson et al. 1973, Kobayashi, 1987). По мнению Кобаяси, первый из родов, имеющий более высоко коническую раковину, более подходит на роль морфологического предшественника цефалопод, чем второй, обладающий колпачковидной раковиной. Таким образом, образование перегородок не является уникальной чертой цефалопод. Принципиальным новым приобретением их является образование сифона – части мягкого тела, которая остается в образовавшихся камерах и обладает способностью регулировать плавучесть животного.

По мнению Е. Дзика (Dzik, 1981), образование перегородок происходит на личиночной стадии и начинается с образования на апикальном конце раковины между мантией и раковиной пузырька, заполненного жидкостью с плотностью меньшей, чем плотность мягкого тела и морской воды. Функционально это объясняется необходимостью облегчить существование личинки в пелагиали. Следующий шаг – это отделение водяного пузырька плотной карбонатной или органической перегородкой. Далее процесс повторяется. Так формируются перегородки у септатных моноплакофор и тентакулитов. По представлениям Дзика, сифон цефалопод, обеспечивающий изменение плавучести, не имеет анатомических аналогов (гомологов)

у других моллюсков и может происходить от той части личиночной раковины, которая была ответственна за прикрепление мягкого тела к раковине.

Кобаяси (Kobayashi, 1987) полагает, что у первых кембрийских цефалопод в апикальной части перегородки были сплошными, а сифон появлялся онтогенетически позже, уже на взрослой стадии.

Я. И. Старобогатов (1974) считает, что появление сплошных поперечных перегородок является первым шагом к усечению (деколляции) апикальных частей высокой раковины. Функционально это связано с необходимостью сохранения компактности и устойчивости раковины за счет понижения общего центра тяжести. Феномен деколляции достаточно широко развит и у других групп моллюсков. Формирование перегородок и сифона – это результат неполной и незавершенной деколляции: перегородки образуются на выпуклой, анатомически – передней, и на боковых сторонах эндогастрически согнутой раковины, оставляя свободной заднюю половину внутренностного мешка, который проходил до вершины раковины. Это привело к функциональной переориентировке тела и раковины животного. Передняя сторона стала функционально дорсальной стороной, задняя, где расположен сифон, вентральной. Ранее единый наружный эпителий мантии, секретировавший раковину, подразделился на три самостоятельных отдела: стенки раковины, перегородок и задний сифонный отдел. Позднее возник и еще один секреторный участок, ответственный за образование внутрисифонных отложений. Согласно этой точки зрения, сифон цефалопод является гомологом апикальной части внутренностного мешка. Это, по нашему мнению, более правдоподобно, чем представления Дзика (1981) о происхождении сифона из мускульного тяжа личинки. Сифон древнейших цефалопод широкий, диаметр его у многих эллесмероцерид, эндоцерид и актиноцерид составляет более трети и даже более половины диаметра мягкого тела в жилой камере. Строение мягких тканей сифона с развитой кровеносной системой невозможно объяснить гипотезой Дзика.

Приобретение газово-жидкостного поплавка создало, по крайней мере, две основные проблемы: необходимость совершенствовать и регулировать плавучесть и при этом ориентировать и стабилизировать тело в пространстве в положении удобном для жизнедеятельности.

1.3. Совершенствование и регулирование плавучести

Различные варианты регулирования плавучести находят свое выражение в форме, строении и структуре соединительных колец сифона. Так как эпителий сифонного отдела является производным наружного эпителия мантии, при образовании оболочки сифона (соединительных колец) секретируются три слоя, гомологичные трем последовательным слоям стенки раковины и перегородок: сферулито-призматическому, перламутровому и полупризматическому. Первые цефалоподы отряда Ellesmerocerida обладали толстыми трехслойными, вероятно, сильно минерализованными соединительными кольцами, слои которых прямо соответствуют трем слоям стенки раковины. Такое строение свидетельствует о малой проницаемости сифонной оболочки и, соответственно, о малой способности регулировать плавучесть. Интенсификации процесса служит деминерализация слоев, что выражается в их утонении, в различной степени минерализации и в их дифференциации в продольном и поперечном направлениях.

У современного *Nautilus* основная часть соединительного кольца является деминерализованным гомологом перламутрового слоя, органические мембранны которого обладают высокой пористостью (Gregoire, 1968, Mutvei, 1980). Как показано Е. Дентон и Дж. Джилпин-Брауном (Denton, Gilpin-Brown, 1961), изменение плавучести у наутилуса происходит за счет откачивания жидкости из камер фрагмокона с помощью механизма общего осмоса через специализированные клетки эпителия, цитоплазма которых содержит высокие концентрации солей. Тот же механизм служит для изменения плавучести у *Sepia* и *Spirula* (Denton, Gilpin-Brown, 1961, 1971, Denton et al., 1961). П. Уард и А. Мартин (Ward, Martin, 1978) выяснили, что у наутилуса при

глубине его обитания в 200 и более метров механизм общего осмоса недостаточен для управления плавучестью и возможно существование иных механизмов, в частности, процесса так называемого частного осмоса. Осмотический механизм управления плавучестью, строго говоря, «работает» лишь в одну сторону - на повышение плавучести, откачивая жидкость из камер фрагмокона. Понижение плавучести, т. е. наполнение камер жидкостью не обеспечивается осмотическими механизмами. Исходя из общих соображений, для объяснения этого процесса было высказано предположение о существовании капиллярного переноса жидкости в направлении обратном механизму осмоса (Барсков, 1999). Скорее всего, управление плавучестью осуществляется обоими этими способами, и ответственны за них разные участки оболочки сифона, являющиеся производными разных слоев первично трехслойного соединительного кольца древних эллесмероцерид. Можно предполагать, что за осмотическую регуляцию плавучести ответственны те участки оболочки сифона, которые являются гомологами перламутрового слоя, за капиллярный перенос – участки оболочки, в различной степени минерализованные, которые являются гомологами сферулитового и/или полупризматического слоев. Кроме того, в капиллярном регулировании плавучести могут принимать участие слои перегородок и перегородочных трубок, контактирующие с соединительными кольцами. Исходя из существующих данных о строении соединительных колец у различных групп ископаемых цефалопод (Flower, 1957; Hewitt, 1982; Mutvei, 1972, 1997; Друшниц и др., 1976), можно говорить о нескольких вариантах строения и структуры оболочки сифона, свидетельствующих о различных вариатах регулирования плавучести.

1. Трехслойные в значительной степени обызвествленные соединительные кольца (типично развиты у эллесмероцерид) (**рис. 1.1**).

2. Соединительные кольца, у которых наблюдается поперечная дифференциация слоев (дискосориды) (**рис.1.2**).

3. Соединительные кольца, у которых основная часть состоит из гомологов перламутрового слоя (наутилиды), гомологи других слоев имеют локальное распространение.

4. Соединительные кольца, основную функциональную часть которых составляют гомологи полупризматического слоя (эндоцериды, спирюла) (**рис.1.3**).

5. Толстые соединительные кольца, имеющие многочисленные разного строения радиальные выросты внутрь сифона (актиносифонатные онкоцериды) (**рис.1.4**).

6. Модифицированные соединительные кольца аммоидей

Помимо модификаций в строении оболочки сифона интенсификации обменного процесса между сифоном и камерами служило также образование продольных и поперечных органических мембран внутри сифона у форм с прямой раковиной, разделяющих отложения внутри сифона у эндоцерид, интейоцерид, актиноцерид.

1.4. Ориентация и поддержание ориентированного положения.

Это вторая основная проблема, с которой столкнулись цефалоподы, приобретя газово-жидкостный поплавок. Для ее разрешения были использованы различные варианты. Стабилизация раковины в ориентированном положении, удобном для жизнедеятельности, осуществлялась разными способами.

1. Весом широкого вентрально расположенного сифона.
2. Образованием отложений внутри оболочки сифона.
3. Образованием отложений внутри камер фрагмокона.

Эти способы наиболее эффективны для форм с прямой раковиной, так как могут обеспечить горизонтальное положение, удобное для активного плавания.

4. Сворачивание раковины в плоскую спираль. Это один из наиболее удачных способов разрешения проблемы стабилизации положения животного; при

этом достигается совмещение центров плавучести и тяжести, и животное постоянно может находиться в состоянии безразличного равновесия, что позволяет занимать любое положение относительно дна или поверхности воды при минимальных затратах энергии, только путем маневра руками (щупальцами) или воронкой.

5. Усечение заднего конца раковины, что приводит к сближению центров тяжести и плавучести.

6. «Отказ» от управления ориентированным положением, при этом центр плавучести во фрагмоконе всегда будет располагаться выше и на одной вертикали с центром тяжести животного, находящимся в жилой камере. Естественным выражением этого в строении раковины будет образование суженного или почти полностью закрытого устья.

Комментарии о происхождении внутрисифонных и камерных отложений.

Необходимо коснуться происхождения внутрисифонных и камерных отложений. Отложения внутри сифона так же, как и соединительные кольца, формировались эпителием сифона. Вопрос заключается в том, является ли участок эпителия, секретирующий внутрисифонные отложения, самостоятельным отделом эпителия, таким же, как и участки, образующие перегородки и свободную часть соединительных колец, или внутрисифонные отложения образуются в последнюю секреторную fazу тем же отделом эпителия, который формирует соединительные кольца. В первом случае, мы вправе ожидать, что в составе внутрисифонных отложений будут присутствовать слои всех трех секреторных faz: сферулитовой, перламутровой и полупризматической. Имеющиеся микроструктурные данные, показывающие однородную тонко призматическую структуру внутрисифонных отложений и отсутствие в них повторяющихся слоев разной структуры, свидетельствуют в пользу того, что внутрисифонные отложения формируются в одну последнюю, полупризматическую fazу секреции того же отдела эпителия, который образует и соединительные кольца сифона. Очевидно, что внутрисифонные отложения были не

массивными, но пористыми, способными удерживать большое количество «утяжеляющей» жидкости.

Несмотря на то, что проблема камерных отложений обсуждалась многократно, относительно их образования до сих пор существуют две взаимоисключающих точки зрения. 1. Отложения формируются специальным отделом мантии, которая остается в камерах после их образования и продолжает функционировать, секретируя карбонатные отложения даже в самой апикальной части раковины. 2. Мантия в камерах отсутствует, а секреция отложений осуществляется за счет камерной жидкости, которая имеет свойства экстрапаллиальной жидкости – субстанции, находящейся между мантией и образующимися карбонатными слоями на переднем краю раковины при ее аккреционном росте. В последние годы adeptы первой точки зрения привели новые аргументы в пользу существования камерной мантии. И. Клебаба (Klebaba, 1999a; 1999b) считает, что в апикальных частях раковины у представителей ортоцерид соединительные кольца постепенно резорбируются, начиная с дорсальной стороны; мантия разрастается по стенкам камер и перегородкам и секретирует камерные отложения. Ф. А. Журавлева и Л. А. Догужаева (1999) обнаружили в камерах некоторых псевдортоцерид и актиноцерид структуры, которые они трактуют как остатки мягких тканей, сосудов внутри камерных отложений, а также поры в соединительных кольцах, через которые эти сосуды проходили. По нашему мнению, все эти данные не являются доказательными, обнаруженные структуры являются артефактами, обусловленными либо неполнотой, либо спецификой сохранности изученного материала. Кроме того, предположение о существовании живой мягкой ткани внутри изолированных камер фрагмокона просто противоречит здравому смыслу. Вместе с тем, прижизненное образование камерных отложений является несомненным фактом. Единственной возможностью объяснить их образование является предположение, что в прижизненном состоянии камерные отложения не были в собственном смысле «отложениями», это была серия пористых органических

мембран, которые служили резервуарами для камерной жидкости, поступавшей в камеры через пористые участки соединительных колец сифона. Можно полагать, что собственно свободной жидкости в камерах вообще не было. Присутствие свободной жидкости, обладающей высокой инерционностью, затрудняло бы активное движение.

1. 5. Планы строения и основные направления эволюции цефалопод отряда ранга.

В этом разделе рассматриваются морфо-функциональные особенности плана строения отрядов палеозойских цефалопод и основные тенденции их изменения в процессе исторического развития.

Отряд Ellesmerocerida Flower, 1950 (поздний кембрий – поздний ордовик). Первые цефалоподы известны из верхнекембрийских отложений Северо-Восточного Китая (Манчжурия). Этот район в конце кембрия располагался немного севернее экватора, занимал, судя по палеотектоническим реконструкциям, специфическое пограничное положение между океанами Панталасса и зарождавшимся океаном Палеотетис и был центром происхождения и центром первой диверсификации цефалопод. Эти древнейшие формы объединяются в отряд Ellesmerocerida. По мнению О. Шиндельвольфа (Schindewolf, 1933), первые эллесмероцериды были ползающими бентосными организмами с плоской ногой гастropодового типа. Несовершенный поплавок позволял лишь иногда на короткое время подниматься над дном, возможно, спасаясь от широко распространенных в то время ползающих хищных артропод, значительно превышавших их по размеру, в частности, трилобитов.

Общими особенностями их плана строения являются короткие камеры, толстая оболочка сифона, исходно состоящая из трех слоев, как стенка раковины и перегородки. Присутствие у многих родов диафрагм - сплошных перегородок в апикальных частях сифонного отдела служат еще одним доказательством того, что первично образование фрагмокона, как отдельной части раковины, и оболочки сифона произошло за счет деколляции. Все это свидетельствует о том, что

плавучесть раковины была малой, а функция изменения плавучести – несовершенной.

В основании филогенетического древа цефалопод помещают род *Plectronoceras*. Уже в конце кембрия эллесмероцериды были представлены практически всеми свойственными этому отряду типами морфологии раковины: эндогастрическими *Plectronoceras*, прямыми гладкими *Paleoceras*, прямыми или согнутыми кольчатыми *Walcottoceras*, *Tamdoceras*. Раннеордовикская экспансия эллесмероцерид, когда они составляли основную часть таксоцена цефалопод, не сопровождалась появлением новых морфологических типов или преобладанием какой-либо одной формы раковины. Разнообразие формы раковины и сифонных сегментов у раннеордовикских эллесмероцерид практически перекрывает все позже возникшие варианты строения, за исключением свернутых раковин. Будь они встречены в более молодых отложениях, они по морфологическим критериям могли бы быть отнесены к разным отрядам. В среднем и позднем ордовике эллесмероцериды были представлены примерно десятью родами и с ортоцераконовой (*Cochlioceras*, *Bathmoceras*, *Bactroceras*) и с циртоцераконовой раковиной (*Cyrtocerina*, *Shideleroceras*) (Рис. 1.5).

Морфологические особенности основных ветвей эллесмероцерид, которые обособлены таксономически в ранге семейств, могут быть интерпретированы, с точки зрения совершенствования поплавковой функции фрагмокона и управления плавучестью, как тенденции к образованию новых планов строения. Это - семейства *Baltoceratidae*, *Bassleroceratidae* и *Protocycloceratidae*.

Для балтоцератид характерны прямая раковина и вентральное положение сифона, диаметр которого существенно меньше, чем у других эллесмероцерид. В эволюции семейства проявилась морфогенетическая тенденция к образованию внутрисифонных структур, способствующих стабилизации раковины в горизонтальном положении. По крайней мере, у двух родов (*Cryptendoceras*, *Rhabdiferoceras*) на вентральной стороне соединительных колец имеются продольные утолщения (rods), протягивающиеся вдоль

всего сифона и увеличивающиеся в толщине апикально. От соединительных колец такой морфологии фактически лишь один шаг до образования внутрисифонных отложений, свойственных отряду *Pseudorthocerida*. Морфологически это заключается в том, что утолщения перестают быть частью соединительных колец и образуются независимо от них.

Семейство *Bassleroceratidae* – включает вторично экзогастрически согнутые раковины. Такая форма раковины более удобна для активного использования пропульсивного аппарата и активного плавания, чем исходная эндогастрическая раковина. Развитие этой тенденции, сопровождающееся уменьшением диаметра сифона и утонением соединительных колец, дало начало отряду *Oncocerida*. От окончательного становления нового плана строения басслероцератид отделяет наличие очень коротких камер фрагмокона, относительно широкого сифона с толстыми соединительными кольцами, характерных признаков эллесмероцеридного плана строения.

Увеличение экзогастрической согнутости, вплоть до соприкосновения оборотов, и образование, таким образом, спирально свернутой раковины с соответствующими гидростатическими и гидродинамическими свойствами – путь к появлению отряда *Tarphycerida*.

Роды семейства *Protocycloceratidae* обладают всеми признаками, которые характерны для отряда *Endocerida*: прямая раковина, краевой широкий сифон, строение оболочки сифона. Но у них не известны внутрисифонные отложения, и все они имеют кольчатую раковину. В функциональном отношении наличие поперечных колец увеличивает объем камер при той же их длине, а также способствует укреплению мягкого тела в раковине при ее гипостомном положении.

От эллесмероцерид происходят 12 отрядных группировок. На первом этапе обособления отрядов основное значение имела форма раковины предковых форм, хотя в дальнейшем историческом развитии внешняя морфология раковины могла существенно

изменяться. Рассмотрим сначала те из отрядов, которые исходно приобрели прямую или незначительно экзогастрически согнутую длинноконическую раковину.

Наличие прямой раковины адаптивно оправдано только в том случае, если наряду с этим будут выработаны механизмы, позволяющие ориентировать раковину в горизонтальном положении.

Отряд Yanhecerida Chen et Qi, 1979 (поздний кембрий или ранний ордовик).

Эндемичные китайские формы с прямой раковиной, обладающие всеми характерными признаками эллесмероцерид - низкими камерами фрагмокона и широким сифоном с трубчатыми сегментами. Принципиальным функциональным отличием, позволяющим рассматривать их в качестве самостоятельного отряда, является присутствие внутри сифона отложений. Детали строения этих отложений неизвестны. Но их наличие в качестве механизма ориентировки и стабилизации раковины, несомненно, свидетельствует об ином плане строения, чем строение эллесмероцерид, о приобретении способности активного плавания, о вероятном наличии органа активного плавания. У эллесмероцерид эти механизмы отсутствовали. Происхождение и дальнейшая эволюционная судьба янхецерид не известны.

Отряд Protactinocerida Chen et Qi, 1979 (поздний кембрий или ранний ордовик Китая). Так же, как и у янхецерид приобретение выпрямленной раковины сопровождалось появлением отложений внутри сифона, которые выполняли ту же функцию, но возникли на базе другого строения сифона. У протактиноцерид сифонные сегменты сильно расширяются в камеры фрагмокона, и весь сифон имеет четковидные очертания. Различная форма сифона заставляет предполагать у представителей этих отрядов его различное строение и различный способ функционирования, что может обосновывать их самостоятельность. Строение и структура внутрисифонных отложений у протактиноцерид также не известны. По очертаниям сифонных сегментов они напоминают возникших позднее актиноцерид, и, как следует из названия, предполагались их предками. Однако

существенный стратиграфический разрыв между отрядами и неизвестные детали строения внутрисифонных отложений не позволяют с уверенностью это утверждать.

Если отделение цефалопод от других моллюсков можно уподобить изобретению воздушного шара, что позволило впервые оторваться от дна макроскопическим раковинным организмам, то янхецириды и проактиноцериды, стали первыми «дирижаблями», способными к активному передвижению.

Отряд Endocerida Teichert, 1933 (ранний – поздний ордовик). Высокие камеры фрагмокона, широкий сифон, разнообразие в строении оболочки сифона, все это свидетельства значительно более совершенного способа управления плавучестью. На протяжении ордovика эндоцериды были наиболее крупными придонными пелагическими животными, активными хищниками, занимавшими вершину трофической пирамиды. Возможно, с этого времени придонные цефалоподы из жертв членистоногих превратились в их преследователей.

Вместе с тем, механизм стабилизации в виде заполнения сифона сплошными внутрисифонными отложениями, выстилающими соединительные кольца, был тем же самым, что и у янхецирид. Отложения при своем развитии прерывали сообщение между сифоном и камерами фрагмокона и возможность регулирования плавучести в той части фрагмокона, где они были развиты. Таким образом, сам план строения содержал в себе трудно разрешимое противоречие. В конце ордовика или в самом начале силура эндоцериды вымерли.

Отряд Intejocerida Balashov, 1960 (ранний ордовик). Не увенчалась эволюционным успехом попытка найти компромисс между необходимостью утяжелять апикальный конец фрагмокона образованием внутрисифонных отложений и сохранять сообщения между сифоном и камерами с помощью образования в сифоне продольных органических мембран, которые рассекали образующиеся массивные отложения и служили каналами, соединяющими сифонный эпителий с камерами фрагмокона, что позволяло регулировать плавучесть. Это привело к обособлению в раннем ордовике от

эндоцерид нового отряда *Intejocerida*. Такой способ оказался неэффективным, и интейоцериды вымерли уже в раннем ордовике. Хотя, как мы увидим дальше, этот способ интенсификации обменной деятельности сифона использовался несколько раз.

Отряд *Orthocerida* Kuhn, 1940 (ранний ордовик – триас). Его представители имели прямую или слабо согнутую экзогастрически раковину. Кроме этого, ортоцериды имели еще две принципиальные особенности, которые обособили их от всех ранее возникших отрядов: это – возникновение механизма ориентации и стабилизации раковины в виде внутrikамерных отложений и изменение типа раннего онтогенеза. Первое было «опробовано» у свернутых и вторично прямых тарфициерид и литуитид, второе – было приобретено ортоцеридами впервые и впоследствии унаследовано всей эволюционной ветвью, ведущей к аммоноидеям и внутреннераковинным цефалоподам. Морфологически это выражается в образовании небольшой сферической первой камеры фрагмокона (протоконха). Наличие протоконха предполагает, что на первой постэмбриональной стадии животное имело неполно сформированный гидростатический аппарат, который состоял только из одной камеры. Это означает, что в отличие от эллесмероцерид, не имевших протоконха и обладавших на первой постэмбриональной стадии фрагмоконом из нескольких камер, ортоцериды получили возможность более раннего выхода в пелагиаль, еще на «дофрагмоконной» стадии. Это, с одной стороны, способствовало более широкому расселению и, с другой стороны, открывало возможности эволюционных преобразований на ранних стадиях онтогенеза. Свидетельством первого является то, что ортоцериды на протяжении второй половины ордовика и в силуре были наиболее распространенной группой цефалопод и просуществовали около 300 миллионов лет – до конца триаса, а возможно и дольше. Возможности эволюционных преобразований на ранних стадиях онтогенеза были в полной мере использованы потомками ортоцерид – бактритами, и далее – аммоноидеями и внутреннераковинными с их господством в юре и мелу. Более подробно основные особенности эволюции онтогенеза древних цефалопод были описаны ранее (Барсов, 1989).

Отряд Pseudorthocerida Barskov, 1968 (ранний ордовик – триас). Формально выделение этого отряда выглядело просто повышением ранга надсемейства *Pseudorthoceratacea* из отряда ортоцерид (Барсков, 1968). Главными морфологическими отличиями псевдортогоцерид, заслуживающими повышения их ранга, являлись по существу два. 1. Отсутствие обособленного протоконха. 2. Наличие внутрисифонных отложений, которые по своему развитию отличаются от пендентных отложений, свойственных актиноцеридам, от эндоконов эндоцерид, полиптихоконов ранних дискосорид и от внутрисифонных отложений, которые присутствуют у некоторых поздних родов ортоцерид (семейство *Geisonoceratidae*). У «типичных» позднепалеозойских псевдортогоцерид внутрисифонные отложения, образуются первоначально в перегородочном отверстии, как это происходит у актиноцерид и ортоцерид, но затем распространяются только вперед, выстилая соединительные кольца предыдущего сегмента сифона, где они утолщаются, но не сливаются с отложениями этого сегмента. То есть, образуются таким образом, что сообщение сифона с камерами сохраняется почти на всем протяжении фрагмокона. Детальное изучение раннепалеозойских представителей показало, что развитие внутрисифонных отложений в этой группе цефалопод с достижением стадии характерной для позднепалеозойских форм, происходило весьма постепенно. Первоначально это были отложения, распространявшиеся только назад, подобно эндоконам (опистонеккальные отложения), потом и назад и вперед (билокальные) и лишь в силуре приобрели «типичную» форму, распространяясь только вперед от места возникновения в перегородочном отверстии (Барсков 1972, 1989). Таким образом, становление типового плана строения псевдортогоцерид происходило весьма постепенно.

Отряд Actinocerida Teichert, 1933 (ранний ордовик – средний карбон). Строение актиноцерид наследует эволюционный тренд, заложенный впервые представителями отряда *Protactinocerida*. Характерные черты этого плана строения – расширяющиеся в камеры сегменты сифона, вплоть до образования шарообразных и нуммулоидальных, и формирование внутрисифонных отложений. Первое – несомненное свидетельство одного

из способов усиления обменной деятельности сифона путем увеличения площади обмена, второе – механизм стабилизации в горизонтальном положении, удобном для активного плавания. Разрешение противоречия между необходимостью регулировать плавучесть и неизбежным ее ограничением при образовании отложений в апикальных частях привело у актиноцерид к формированию, т. н., пендентных отложений. Они не выстилали соединительные кольца, как эндоконы у эндоцерид, а формировались дискретно в каждом перегородочном отверстии и распространялись внутрь сифона, сжимая соединительную ткань сифона и оставляя продольные и поперечные просветы для кровеносных каналов и свободное от отложений периферическое пространство у соединительных колец (периспатиум) в каждом сегменте, где и происходил, собственно, обмен между сифоном и камерами фрагмокона. Обычно строение сифона у актиноцерид трактуется следующим образом. Вдоль всего сифона проходили продольные каналы (естественно, что это не могло быть ничем иным как элементами кровеносной системы), приводящими (у наутилуса это артерии, т.е. настоящие сосуды, имеющие собственный перистальтический эпителий) и отводящими кровеносный ток (у наутилуса – это система лакун в соединительной ткани без собственного эпителия). В каждом сегменте имелись также радиальные каналы, обеспечивающие сообщение с периспатумом, где располагался эпителий, ответственный за выделение газа в камеры фрагмокона и за выделение и опорожнение жидкости из них, обеспечивая баланс плавучести. Проведенные реконструкции строения сифона актиноцерид привели к представлениям о том, что радиальные каналы это трубчатые образования, такие же, как продольные каналы (Рис. 1.6). Из этого был сделан вывод о том, что поскольку и приводящая ветвь (артериальная) кровеносной системы, и отводящая (венозная) имеют одинаковое (трубчатое) строение, то это означает, что в венозной ветви имелись такие же сосуды, как и в артериальной. Таким образом, принципиальная организация у актиноцерид была более совершенной, чем даже у современного наутилуса, у которого в венозной ветви кровеносной системы настоящие сосуды (с собственной эпителиальной стенкой) отсутствуют. Эта реконструированная

внутрисифонная система и ее интерпретация послужили основанием для обоснования актиноцерид в качестве таксона высокого ранга, первоначально как надотряда (Шиманский, Журавлева, 1961), а затем как подкласса (Teichert, 1964).

Однако представления об исходно высоко упорядоченной внутрисосудистой системе у актиноцерид не точны, или совсем неверны. Упорядочение приобреталось некоторыми представителями отряда в процессе эволюции, и далеко не у всех было одинаковым. Фактический материал по древнейшим актиноцеридам, например, роду *Polydesmia* (Рис.1.7), достоверно свидетельствует о том, что у них не было оформленной системы трубчатых радиальных каналов, а присутствовали только продольные каналы, которые соединялись с периспатиумом серией продольных и поперечных мембран. В этом отношении система связи сифона с камерами при наличии внутрисифонных отложений была совершенно аналогична (гомологична?) системе, которая была развита внутри сифона интейоцерид. Можно полагать, что поперечные мембранны («радиальные каналы»), разделявшие в каждом сегменте пendentные внутрисифонные отложения и соединявшие продольные артериальные сосуды с периспатиумом, принадлежали артериальной ветви, а продольные радиальные мембранны, рассекавшие отложения, представляли собой венозную ветвь кровеносной системы сифона.

Расширенные сифонные сегменты актиноцерид имели большую площадь контакта с камерами фрагмокона, чем цилиндрические сегменты интейоцерид и, несомненно, давали большие возможности управления плавучестью. Тем не менее, вряд ли можно говорить о принципиально ином уровне организации (и, особенно, о более высоком) в сравнении с другими древними цефалоподами с наружной раковиной. В то же время это не исключает таксономического выделения актиноцерид в более высоком, чем отряд, ранге. Существенная обосновленность их от других современных им групп подчеркивается, в частности, тем, что только у актиноцерид – форм с прямой раковиной – сформировалась перегородка с лопастями и седлами (семейство *Ellinoceratidae*, рис. 1.8) – признак,

свойственный лишь свернутым постпалеозойским наутилидам (триасовые *Clydonutilidae*, палеогеновые *Aturiidae*), и отличительная черта аммоноидей.

Наличие прямой или слабо согнутой раковины и механизмов стабилизации в виде камерных или внутрисифонных отложений, своеобразное рассмотренным выше отрядам, предполагает развитие у них аппарата активного плавания, то есть гипонома. Мы не знаем и, вероятно, никогда не будем знать его строения у вымерших представителей. Но относительно тех групп, которые имеют филогенетических потомков в современной фауне – наутилуса и колеоидей, можно предполагать, по крайней мере, два варианта строения гипонома. В линии, ведущей к наутилидам, гипоном имел примитивное строение и состоял из двух лопастей, которые могли разворачиваться в почти плоскую ползательную ногу. Логично думать, что у наутилуса это не было упрощением первоначально более совершенного гипонома, и некоторые из представителей родственных наутилидам древних отрядов *Oncocerida* и *Discosorida* могли иметь сходное или более примитивное строение. Точно также можно полагать, что представители отрядов *Orthocerida*, *Pseudorthocerida*, *Bactritida*, предшественники современных колеоидей, обладающих трубчатым гипономом, более приспособленным к активному плаванию, имели более совершенный аппарат активного плавания, чем их современники.

Отряд Ascocerida Kuhn, 1940 (средний ордовик – силур). Конструктивный план раковины отряда Ascocerida с функциональной точки зрения представляет собой как бы «отказ» от активного управления плавучестью путем кардинального изменения формы фрагмокона и всей раковины в целом. На ранних стадиях онтогенеза аскоцериды обладали экзогастрически согнутой раковиной ортоцеридного плана строения, но не имели в отличие от ортоцерид механизма стабилизации в виде внутrikамерных отложений. По достижении определенного размера большая задняя часть фрагмокона отбрасывалась путем полной деколляции, раковина становилась компактней, что сближало центры плавучести и тяжести. Затем раковина приобретала яйцевидную форму,

на спинной стороне которой располагался пассивный поплавок, так как у некоторых форм в последние перегородки сифон не проходил.

Отряд Bactritida Shimansky, 1951 (ранний ордвинк? девон – триас). Во всех случаях таксономическая обособленность бактритид и их промежуточное положение в историческом развитии цефалопод между ортоцеридами и аммоноидеями, как и связь с внутреннераковинными, не подвергаются сомнению. Значительно реже обращается внимание на особенности строения бактритид, общие с отрядом Orthocerida, с которым они связаны своим происхождением. Морфологические отличия бактритид от ортоцерид это – краевое положение сифона, прилегающего к стенке раковины (типичные ортоцериды имеют центральный или почти центральный сифон), и отсутствие внутрикамерных и внутрисифонных отложений у первых. Общие с ортоцеридами признаки: прямая или слабо согнутая раковина и наличие протоконха. Среди позднесилурийских ортоцерид имеется немало форм с эксцентричным расположением сифона, приближенным кentralной стенке раковины, но не касающимся ее. По своему морфологическому плану формально эти роды значительно ближе к бактритам, чем к ортоцеридам. Следовательно, необходимо выяснить, в чем заключаются принципиальные функциональные особенности краевого положения сифона и отсутствия у них (как и у других прямых форм) внутрикамерных отложений, которые позволяют считать, что план строения бактритид столь специфичен, что свидетельствует о невозможности относить их к ортоцеридам и даже включать в состав аммоноидей.

Отсутствие камерных и внутрисифонных отложений у прямых форм однозначно свидетельствует о том, что у них отсутствовал механизм ориентировки и стабилизации раковины в горизонтальном положении, типично развитый у всех ранее возникших групп цефалопод с прямой раковиной (ортокериды, псевдоротокериды, актиноцериды, эндоцериды). Следовательно, бактритиды либо не могли ориентировать раковину и тело в горизонтальном направлении, либо они имели какой-то другой механизм стабилизации. В первом случае необходимо признать, что прижизненным положением животных в воде

было гипостомное: вверх апикальным концом, или наклонно. Раковина бактритид – длинноконическая, значит, животное обладало высокой плавучестью, и поэтому областью обитания бактритид были верхние слои пелагиали. Отражением существенной пелагиализации бактритид является также наличие маленького субсферического протоконха, что свидетельствует о том, что они имели большое число мелких яиц и соответственно неполное прямое или личиночное развитие. Особи, выходящие из яйца вели пелагический образ жизни.

Пристенное вентральное положение сифона имело важные функциональные последствия. У ортоцерид твердая оболочка сифона (соединительные кольца), занимавшего центральное или субцентральное положение, помимо своей основной функции, несомненно, служила и в качестве структуры, соединяющей и укрепляющей свободную часть перегородки. Перемещение сифона на вентральный край и его прилегание к стенке раковины лишало соединения свободные части перегородок. Естественным следствием этого явился изгиб перегородки с образованием широкой боковой (омнилатеральной) лопасти – морфологической структуры, которая является характерным признаком бактритид, была унаследована от них аммоноидеями и положила начало усложнению перегородочной линии. Прилегание сифона к стенке раковины естественно привело к «разрыву» перегородочной линии в этом месте и к образованию неккальной лопасти, которая также была унаследована аммоноидеями. Кроме того, пристенное положение сифона изменило способы компенсации плавучести фрагмокона, ориентации раковины и управления плавучестью. Как известно, у современного наутилуса управление плавучестью осуществляется путем наполнения камер фрагмокона жидкостью и ее откачкой через сифон с помощью механизма общего осмоса. Как показано экспериментами Реймента (Reumont, 1973), количество жидкости в камерах фрагмокона, достаточное для достижения нейтральной плавучести, минимально для инволютных форм типа наутилуса и увеличивается у более эволютных форм. Присутствие свободной жидкости в камерах существенным образом ограничивает возможности быстрого

активного движения, вследствие инерционности этого жидкого наполнения. При торможении и остановке движения свободная жидкость будет «бултыхаться» в камерах. Одним из способов разрешения этой проблемы является образование камерных отложений. Совершенно очевидно, что в прижизненном состоянии это были не массивные отложения, в виде которых они встречаются в ископаемом состоянии, а система органических или слабо обильзвестленных пористых мембран, способных впитывать и удерживать значительные количества жидкости. Функциональным аналогом такой структуры является пористая часть скелета современных сепиид (*os sepia*). Жидкость, будучи связанной в микропорах, не обладает собственной инерционностью и не препятствует активному движению. У прямых форм с некраевым сифоном (*Orthocerida*, *Pseudorthocerida*) при развитии камерных отложений наentralной стороне раковины сифон сохранял свою функцию. У бактритид с сифоном, прилегающим к вентральной стенке раковины, образование камерных отложений прекращало бы функционирование сифона. Очевидно, что в случае ориентировки раковины бактритид в горизонтальном положении при наполнении камер свободной жидкостью, сифон также становился нефункциональным. Прямая длинноконическая раковина обладает очень высокой плавучестью, которая увеличивается при росте. Если не существовало механизма утяжеления раковины, животное с прямой раковиной должно было бы располагаться у самой поверхности воды, возможно даже с выступающим над ее поверхностью апикальным концом, либо плавать на поверхности в неориентированном положении. Ясно, что такая ситуация нереальна. Значит, механизм утяжеления раковины и управления плавучестью у бактритид существовал, но был иным, чем все рассмотренные ранее. Особенностью краевого положения сифона является то, что функциональный эпителий сифона, ответственный за выделение жидкости в камеры и их опорожнение, оказывается непосредственно связанным с органическими мембранами, выстилающими стенку раковины и перегородки (у форм с некраевым сифоном эта связь опосредована соединительными кольцами, которые у примитивных форм имеют весьма сложное

строительство). Намокание органической выстилки на стенках раковины и на перегородках при минимальном количестве свободной жидкости в камерах может обеспечить уменьшение плавучести, а непосредственный контакт пористых органических мембран с сифонным эпителием упрощает управление плавучестью.

Изгиб перегородок с образованием лопастей и седел увеличивал их поверхность и соответственно потенциальные возможности управления плавучестью. Достаточное для баланса плавучести утяжеление фрагмокона жидкостью, связанной в мембранах, и вместе с тем минимальное количество свободной жидкости в камерах фрагмокона, которая из-за своей инерционности препятствовала бы движению, обеспечивало активизацию пропульсивного движения. Предполагается, что этот вариант управления плавучестью был унаследован от бактритид аммоноидеями и рассматривается как наиболее вероятная причина различий в строении перегородок и перегородочных (лопастных) линий у наутилид и аммоноидей (Барсов, 1999). В этом отношении бактритиды действительно ближе к аммоноидеям, чем к ортоцеридам, и могут быть объединены с большими основаниями с первыми в один таксон надотрядного ранга, как это делают зарубежные авторы, или противопоставлены и первым, и вторым на равных таксономических правах, как это принято в отечественной литературе (Журавлева, Шиманский, 1961; Шиманский, 1979; Шевырев, 2005).

Отряд Discosorida Flower, 1950 (средний ордовик – поздний девон). На базе согнутых раковин сформировался план строения двух характерных и наиболее распространенных в палеозое отрядов Discosorida и Oncocerida. Очевидно, что проблемы стабилизации и управления плавучестью согнутой раковиной совершенно отличны от таковых прямой и свернутой и различаются у экзогастрически согнутых и эндогастрически согнутых раковин. Дискосориды исходно имели эндогастрическую раковину и выпуклые в камеры сегменты сифона, онкоцериды – экзогастрическую, а сегменты сифона у них исходно были почти цилиндрическими.

При продолжающемся росте согнутой раковины ее центр плавучести все более смещался в апикальном направлении, и животное с эндогастрической раковиной при отсутствии дополнительных механизмов стабилизации неизбежно должно было принять положение «вверх ногами», при котором воронка оказывалась выше головы. Неудобство такого положения очевидно. Во избежание этого ранние дискосориды выработали механизм стабилизации раковины «в нормальном положении» в виде отложений внутри сифона – полиптихоконов, которые выстилали соединительные кольца в апикальных частях фрагмокона. В этом случае, раковина уравновешивалась наподобие весов, то есть, имелось два центра тяжести: в жилой камере и в апикальной части фрагмокона. Центр плавучести находился где-то посередине. При таком строении возможности активного плавания были крайне ограничены. Раковина могла функционировать только как пассивный поплавок. Нормальное положение животного – гипостомное, и у многих таких форм сформировалось суженное устье. В эволюции дискосорид намечается два направления: сохранение пассивного поплавкового строения и пассивного образа жизни, что предполагает слабое развитие пропульсивного аппарата. При этом раковина становится ширококонической (увеличивается угол расширения). Второе направление – приобретение слабо согнутой, практически прямой раковины, более приспособленной к активному плаванию. Последний путь был реализован в конце существования отряда в позднем девоне и привел к формированию целого ряда родов с различными вариантами прямой раковины (рис. 1.9).

Отряд Oncocerida Flower, 1950 (средний ордовик – ранний карбон). Исходная форма раковины – экзогастрический циртоцеракон. При продолжающемся росте и отсутствии дополнительных механизмов стабилизации животное с такой формой раковины занимало положение, более удачное для плавания, чем эндогастрические формы. Однако и при такой конструкции возможности активизации плавания и соответственно развития пропульсивного аппарата также были ограничены. И уже с самого начала (со среднего ордова) среди онкоцерид обособилось несколько основных ветвей, характеризующихся

разным строением, свидетельствующим о том, что они по-разному реализовали возможности стабилизации положения в воде и активизации плавания (или отказались от них). Выделяют четыре исходных морфологических варианта (Sweet, 1964a; Журавлева, 1994):

1. *Graciloceratidae* – *Oncoceratidae* - экзогастрические циртоцераконы с узким пустым сифоном.
2. *Tripteroceratidae* – ортоцераконы с узким пустым сифоном и характерным субтреугольным сечением раковины
3. *Valcouroceratidae* – экзогастрические циртоцераконы с более широким сифоном и актиносифонатными структурами внутри него.
4. *Diestoceratidae* – эндогастрические раковины с сифоном актиносифонатного строения.

Как можно видеть, имеется две группы онкоцерид с разным строением сифона: два первых семейства имеют относительно узкий сифон, внутри которого отсутствуют внутрисифонные отложения, два последних имеют актиносифонатные структуры. Эти структуры представляют собой радиальные выросты соединительных колец от стенки сифона к его середине. Выделяют не менее пяти типов актиносифонатных структур, различающихся числом, толщиной, направлением роста этих выростов (Sweet, 1964 a). С формальной морфологической точки зрения различия между актиносифонатными и неактиносифонатными группами могут служить свидетельством существенных различий в плане строения, обосновывающим их разделение на отрядном уровне, что и было предложено К. Тейхертом (Teichert, 1933, 1939), предложившим отряд *Cyrtoceroidea* для актиносифонатных форм и отряд *Gomphoceroidea* для форм без актиносифонатных структур. Однако, как указывал еще А. Гайэтт (Hyatt, 1900), обособивший циртоконовые формы от цефалопод с ортоконовой и свернутой раковиной, впоследствии выделенные в качестве отряда *Oncocerida*, актиносифонатные структуры развиваются независимо, и не

являются определяющим признаком высокого ранга. Подобные структуры имеются и у поздних представителей другого отряда – дискосорид.

Практически во всех этих исходных ветвях на протяжении исторического развития проявилось три морфогенетических тенденции: выпрямление раковины, свертывание раковины и образование ширококонических быстро расширяющихся форм суженным и закрытым устьем.

В ветви, берущей начало от ордовикских циртоцераконовых *Valcouroceratidae* с актиносифонатным сифоном, тенденция к выпрямлению раковины хорошо прослеживается в ряду *Jovellaniidae* (силур) – *Tripleuroceratidae* (ранний-девон – карбон?) – *Aktjubochelidae* (поздний девон). Тенденция к свертыванию раковины в этой ветви привела к обособлению семейства *Naedyceratidae* с гироцераконовой и низкой трохоидной раковиной и девонских родов *Notoceras*, *Kotelnikoceras*, *Lorieroceras* из семейства *Notoceratidae*.

В другой исходной ветви, связанной с персистентным семейством *Oncoceratidae*, в девоне отделилось семейство *Ptenoceratidae*, включающее скульптированные формы с гироцераконовой, трохоцераконовой и наутиликоновой раковиной, которые некоторыми авторами включаются в состав отряда *Nautilida*. В этой ветви в девоне была реализована и третья тенденция – образование ширококонических форм с закрытым многолопастным устьем (*Trimeroceratidae*).

Несколько раньше – в силуре – морфологически сходные формы (семейство *Hemiphragmoceratidae*) возникли в другой – актиносифонатной – ветви и не от экзогастрических, а от эндогастрических форм, связанной с исходным семейством *Diestoceratidae*.

Это привело в дальнейшей эволюции к тому, что подавляющее большинство родов приспособилось к пассивному образу жизни, сформировав, как и дискосориды, короткоконическую раковину, функционировавшую как пассивный поплавок. При этом прижизненное положение животного также было гипостомным. У некоторых форм во

взрослом состоянии устье было почти совсем закрытым (рис. 1.10), в нем оставались лишь небольшие отверстия для воронки, рук и глаз. Другим изменением, также связанным с постоянно гипостомным положением, была полимеризация прикрепительной мускулатуры в основании жилой камеры. Вместе с тем, среди онкоцерид неоднократно возникали формы с прямой ортоцераконовой раковиной, свидетельствующие о существенной активизации плавания.

Приобретение свернутой планоспиральной раковины у цефалопод решало две проблемы: сохранение компактности раковины, обеспечивая ее длительный рост, и сохранение более или менее стабильного расположения центров плавучести и тяжести, что облегчало поддержание ориентированного положения в воде. В эволюции цефалопод формы со свернутой раковиной возникали в разное время не менее пяти или шести раз, на разных таксономических уровнях. Появление немногочисленных форм со свернутой раковиной в нескольких ветвях в отряде онкоцерид не было основой их исходного плана строения, в отличие от рассматриваемых ниже групп, у которых свернутая раковина лежала в основе их последующей эволюции. Впоследствии и в этих группах могли возникать формы другого строения, в том числе и ортоконовые и циртоконовые, но исходным планом строения у них в отличие от онкоцерид, была свернутая раковина.

Среди раннепалеозойских форм, исходно обладавших свернутой раковиной, выделяют либо один **отряд Tarphycerida** (Балашов, 1962), либо два **Tarphycerida**, **Barrandeocerida** (Moore, 1964), либо **Tarphycerida** и **Lituitida** (Старобогатов, 1983, Шевырев, 2006а). Достаточны ли функциональные особенности представителей трех отрядов для того, чтобы рассматривать их как отдельные планы строения, что может служить таксономическим обоснованием их отрядного ранга?

Строение оболочки сифона (толстые многослойные соединительные кольца) и его немалый диаметр, по крайней мере, у ранних представителей тарфициерид и литуитид, унаследован от примитивных эллесмероцерид, что свидетельствует о несовершенной

обменной функции сифона. В этом отношении они находились на «эллесмероцеридной стадии» регулирования плавучести.

Это несовершенство обменной функции сифона стало препятствием для полноценного использования преимуществ свернутой раковины. В конечном итоге, в процессе эволюции оба отряда испытали обратную морфологическую эволюцию и вернулись к строению, свойственному их предкам: к согнутой и даже прямой раковине (род *Rhynchorthoceras*), что отчетливо отражается на особенностях онтогенеза раковины. На начальных стадиях раковина свернутая, на более поздних разворачивается, становясь практически прямой на большем своем протяжении. Особенно четко это проявляется у литутид (Рис. 1.11). У тарфицерид разворачивание раковины происходит в конце последнего оборота, у всех представителей при достаточной сохранности отмечается, что устьевая часть не перекрывает последний оборот. Такое строение свидетельствует о том, что эти формы из-за своей конструкции не могли поддерживать положение, при котором ось воронки – активного движителя располагалась бы на одной горизонтальной оси с центром тяжести животного. Это исключало возможность активного передвижения реактивным способом. Свернутая часть раковины представляла собой лишь компактный поплавок. Таким образом, представители тарфицерид и литутид без дополнительных механизмов стабилизации могли вести только поплавковый образ жизни и имели прижизненную ориентировку в гипостомном положении (устремлены вниз). Наличие у многих таких форм суженного и закрытого устья – отчетливое свидетельство этого (Рис. 1.12). Однако, по крайней мере, часть из них выработала механизм стабилизации в виде внутрикамерных отложений, которые придавали животному более устойчивое и ориентированное положение, пригодное для использования пропульсивного аппарата движения (Рис. 1.13). Этот механизм ориентировки наиболее эффективен для форм с прямой раковиной, и его появление у свернутых представителей является уникальной чертой, которая встречается только у тарфицерид и литутид, и не известна у возникших позже таксонов со свернутой раковиной (наутилиды, аммоноидеи, некоторые семейства

среди онкоцерид) и даже у непосредственных потомков тарфицерид – отряда *Barrandeocerida*.

Представители отряда ***Barrandeocerida*** Flower, 1950 (средний ордовик – поздний девон), обладавшие свернутой раковиной – как и тарфицериды (от которых они происходят), и литуитиды, отличаются следующими принципиальными конструктивными особенностями своей организации. Соединительные кольца – тонкие, по своей структуре и диаметру такие же, как у позже появившихся таксонов, что свидетельствует о более совершенной обменной функции сифона. Исходно раковина баррандеоцерид обладает большей скоростью расширения. Эта последняя черта весьма существенна, так как в этом случае жилая камера, при прочих равных, обладает большим объемом и имеет изометричную, а не червеобразную, форму. Это означает наличие более обширной мантийной полости, что позволяет иметь более эффективный пропульсивный аппарат. Указанные черты организации позволяют считать баррандеоцерид стоящими на более высокой эволюционной ступени. В процессе адаптивной радиации на протяжении конца ордovика, в силуре и в девоне в этом отряде появлялись рода с гетероморфной раковиной, морфологически сходные с более древними родами тарфицерид и литуитид. Кроме того, у них впервые среди цефалопод появились уникальные формы с трохоидным, а не с планоспиральным свертыванием (Рис. 1.14).

Тенденция к свертыванию раковины в компактную плоскую спираль в полной мере реализовалась в отряде ***Nautilida*** Agassiz, 1847 (ранний девон – совр.), основные семейства которого «прямо или косвенно происходит от *Oncocerida*» (Kummel, 1964, p.K412). Однако, в отличие от всех других отрядов, характерные признаки плана строения наутилид: компактная планоспиральная раковина, тонкий сифон, занимающий близкое к центру положение – приобретались не одновременно, процесс этот был чрезвычайно длительным, и окончательно сформировались они лишь в позднем палеозое (Шиманский, 1979).

Отнесение к наутилидам девонских родов, обладающих не свернутой раковиной, не имеет строгих обоснований, а «происхождение позднепалеозойских «настоящих» наутилид неизвестно» (Kummel, 1964, p. K412). Древнейшие представители обладали несвойственной типичным наутилидам циртоконовой, гироконовой, свернутой в свободную трохоидную спираль, и даже почти прямой раковиной. Сифон у большинства из них был расположен вентрально. По всем этим параметрам они были значительно ближе к существовавшим одновременно с ними онкоцеридам. Практически единственным признаком, который объединяет эти роды и которым они отличаются от онкоцерид, является наличие у всех них специфической скульптуры в виде крылообразных латеральных выростов.

Аммоноидеи.

В функциональном плане возникновение аммоноидей связано с существенным изменением способа поддержания ориентированного положения и стабилизации этого положения, а также с изменением способа изменения плавучести. В настоящее время общепризнанно происхождение аммоноидей от отряда Bactritida – небольшой группы, которую считают или самостоятельным подклассом или включают в состав подкласса аммоноидей.

Особенности плана строения аммоноидей выражаются в трех основных морфологических параметрах: свернутая раковина, сложная лопастная линия, наличие протоконха. Как указывалось выше, свертывание раковины имеет очевидный функциональный смысл: сохранение компактности при длительном росте и облегчение стабилизации животного в удобном положении, когда может быть легко достигнуто совмещение центров плавучести и тяжести и положение безразличного равновесия. Формирование плотно свернутой раковины у аммоноидей произошло очень быстро, на протяжении одной зоны в середине эмского века. Как указывалось выше, у наутилид этот процесс занял почти весь девонский и каменноугольный периоды.

Формирование сложно изогнутой перегородки рассеченной лопастной линии является основным звеном в эволюции аммоидей.

Предлагалось много объяснений функционального значения этого признака, в том числе с математическими выкладками. Наиболее убедительными кажутся объяснения сложности перегородки и лопастной линии необходимостью укрепления раковины, чтобы противостоять внешнему гидростатическому давлению. То, что сложно изогнутая перегородка и ее часть, прилегающая к стенке раковины и выраженная в изгибах лопастной линии, укрепляли раковину, кажется несомненным. Но это имеет функциональный смысл только в том случае, если камеры фрагмокона были пустыми или заполнены газом, находящимся под более низким давлением, чем давление воды. Если же в камерах, как у современного наутилуса присутствуют и газ, и вода, то образование столь сложных перегородок оказывается излишним. Как показывают эксперименты, раковина наутилуса, имеющая простые перегородки и лопастную линию, может выдерживать давление до 50 атмосфер, что соответствует глубине погружения до 500м. Вряд ли аммоидеи обитали на больших глубинах. Объяснение усложнения перегородок только необходимостью укрепления раковины мало удовлетворительно и этой причиной невозможно объяснить характерный для всех аммоидей эволюционный тренд к усложнению перегородки.

Предложенное (Барков, 1999) функциональное объяснение возникновения складчатости перегородки у аммоидей как способа управления плавучестью (основной проблемы для наружнораковинных цефалопод, которая разными путями решалась в рассмотренных выше группах), не снимая ее функционального значения для укрепления раковины, позволяет понять, почему именно этот признак стал ключевым (основным звеном) в эволюции аммоидей.

Изгибы перегородок, направленные назад (лопасти в перегородочной линии), являлись своего рода «резервуарами», концентрировавшими жидкость, которая компенсировала плавучесть раковины.

Различия между отрядными группами аммоноидей, как известно, заключаются в различиях в закладке первичных изгибов перегородки на первой постэмбриональной планктонной стадии, которые отражаются в числе лопастей в примасутуре и в способах и направлениях их дальнейшей дифференциации. В это время животное обладало пассивным поплавком в виде сферического или веретеновидного протоконха и жилой камерой в один низкий оборот. Непосредственное функциональное значение число первичных лопастей и способ их последующего разделения имели, по-видимому, лишь на этих первых стадиях постэмбрионального развития.

Тип лопастной линии определяется по строению примасутуры и нескольких следующих за ней перегородок. Выходящая из яйца личинка формировала вторую перегородочную линию (примасутуру). Число и расположение лопастей в примасутуре в основном определяло план строения моллюска. Исходный тип лопастной линии формировался в пределах пяти первых перегородок. Древнейшие аммоноидеи обладали двухлопастной линией, унаследованной от бактритов VO (центральная и омнилатеральная лопасти), следующая ступень – VO:D (возникает дорсальная лопасть), далее омнилатеральная лопасть замещается умбиликальной, формула становится VU:D, два следующих по времени образования элемента: наружная боковая лопасть L (исходная формула VLU:D) и внутренняя боковая лопасть I (VU:ID, VLU:ID, а затем и VL:ID) появляются в разных отрядах почти одновременно. Все следующие модификации лопастной линии происходят на базе этих пяти основных лопастей, определяющих планы строения отрядов.

Современная система подкласса аммоноидей представлена на табл.1.1.

Таблица 1.1.

Отряды/ подотряды	Примасутура	Исходный тип лопастной линии	Усложнение лопастной линии в онтогенезе	Положение сифона
Anarcestida		VU:D		Краевое, центральное

Agoniatitina	VO	VO→ VO:D	VO:ID, 3 - 6 лоп.	-«-
Auguritina	VO:D	(V₂V₁V₂)O:D	От 4 до 8 лопастей, дел.вентральной	-«-
Anarcestina	VU:D	VU:D	От 4 до 8 лопастей дел.умбиликальной	-«-
Gephuroceratina	VU:D	(V₂V₁V₂)U:D	До 54 лоп.	-«-
Timanoceratina	VU:D	(V₁V₁)U:D	Всего 6 лоп.	-«-
Tornoceratida	VU:D	VLU:D	Всего до 12 лоп.	нестабильное
Praeglyphioceratida		(V₂V₁V₂)LU:ID	Всего 8 лоп.	Краевое, вентральное
Climeniida	VU	VU→VLU VU→U	Всего не более 12	Краевое, дорсальное
Prolecanitida	VU:D	VLU:ID	Образование умбил. лопастей	Краевое, вентральное
Prolecanitina	VU:D	VU:D→ VLU:ID	От 8 до 22	-«-
Medlicottina	VU:ID	VLU U¹...:ID	От 14 до 50	-«-
Goniatitida	VU:D	(V₁V₁)LU:ID		-«-
Ceratitida	VU:D VL:ID (V ₁ V ₁)LU ¹ :ID	(V₁V₁)L:ID	Обычно за счет образования умбил. лопастей	На взрослых оборотах краевое вентральное

Согласно этой классификации (Богословская и др., 1990; Leonova, 2002; Шевырев, 2006б и др.) древнейший отряд аммоноидей – **Anarcestida** Miller et Furnish, 1954 (девон). От анарцестид происходят остальные отряды подкласса аммоноидей. Первые анарцестиды появились в раннем девоне (прага) и сразу же достигли значительного разнообразия, только в эмсе известно 37 родов. В целом разнообразие анарцестид было очень велико и составило 114 родов, существовавших от праги по фамен включительно. В составе отряда выделяют пять подотрядов: Agoaniatitina (прага – живет), Auguritina (эмс), Anarcestina (эмс – фамен), Gephuroceratina (фран), Timanoceratina (фран). Исходным морфологическим типом анарцестид была дисковидная раковина с несоприкасающимися оборотами или с умбрикальным отверстием (подотряд Agoniatitina). Унаследованная от бактритид лопастная линия развивалась из двухлопастной примасутуры (центральная и омнилатеральная VO – Agoniatitina) или из трехлопастной (центральная, омнилатеральная

и дорсальная лопасти VO:D – Auguritina или вентральная, умбиликальная и дорсальная VU:D – Anarcestina, Gephuroceratina, Timanoceratina) примасутуры. Таким образом, в истории развития древнейшего отряда отражены переходные стадии от бактритов к аммоноидеям. В ходе онтогенеза лопастная линия изменялась в широких пределах. На взрослых оборотах у анарцестид практически можно найти все разнообразие типов строения края перегородки (лопастных линий), встречающееся у палеозойских аммоноидей. Исключение составляют лишь сложно рассеченные лопастные линии «мезозойского типа», появившиеся в конце палеозойской эры. Так, в раннем девоне в подотряде Auguritina впервые возникла широкая трехраздельная вентральная лопасть. Затем, уже в позднем девоне этот признак повторно появился у представителей подотряда Gephuroceratina. У некоторых гефуроцератин вся лопастная линия достигала очень высокого уровня сложности за счет образования дополнительных вентральных или умбиликальных лопастей (до 54 лопастей). У представителей подотряда Timanoceratina вентральная лопасть была двураздельной. В целом древнейший отряд аммоноидей характеризуется планом строения с лопастной линией VU:D.

Форма раковины анарцестид эволюционировала очень быстро, от полусвернутой трубки с неплотно соприкасающимися оборотами и эволютных форм с умбиликальным зиянием в эмском веке до дискоконовых и оксиконовых инволютных уже в живетском, и с этого времени существовали практически все морфологические типы раковины аммоноидей.

Отряд Tornoceratida Wedekind, 1918 (средний девон – поздняя пермь). Отряд определяется новым планом строения - примасутурой, которая состояла из четырех лопастей: вентральной, наружной боковой, умбиликальной и дорсальной (VLU:D). Торноцератиды обладали и другим кардинальным отличием, они характеризовались некраевым, часто нестабильным положением сифона. Вентральная лопасть была простой (нераздельной) формы, что связано с некраевым положением сифона, у некоторых форм это наблюдается только на ранних стадиях онтогенеза. В процессе фило-онтогенеза

лопастная линия усложнялась до 6 -12 лопастей у торноцератин и 8 у псевдохалоритин. Раковина разнообразной формы, особенно в позднем девоне и раннем карбоне: от сильно уплощенной до вздутой, от инволютной до эволютной, с изометричным, узким высоким или щелевидным сечением оборота (подотряд *Tornoceratina*). Для поздних торноцератид, выделенных в подотряд *Pseudohaloritina*, раковина всегда более или менее инволютная, с близким к изометрическому сечением. У представителей этой группы очень грубая скульптура в виде всевозможных шипов, бугорков, сложно изогнутых ребер, что в целом не характерно для палеозойских аммоноидей. По-видимому, некраевое положение сифона несло определенные преимущества для существования, поскольку оно сохранилось у ряда форм на протяжении нескольких эпох палеозоя. Существует мнение (Boiko, 2005), что субцентральное положение сифона продлевало планктонную стадию молодого животного, обеспечивая тем самым более широкое расселение в бассейне. Мы можем наблюдать это явление на ранних стадиях онтогенеза многих мезозойских цератитов и аммонитов.

Разнообразие *Tornoceratida* в девоне и карбоне составляет 76 родов, в перми существовало 14-16 родов, в основном принадлежащие подотряду *Pseudohaloritina*.

Отряд Clymeniida Hyatt, 1884 (поздний девон, фамен) – единственный отряд аммоноидей с устойчиво дорсальным положением сифона, который существовал очень короткое время – вторую половину фаменского века, но достиг необычайного таксономического и морфологического разнообразия (70 родов). Развитие лопастной линии происходило по двум путям: VU→VLU:D или VU→U:D; вентральная лопасть в процессе онтогенеза часто замещается вентральным седлом. В некоторых группах вентральное седло несет зачаточную вентральную лопасть, простую или двураздельную. Дорсальная лопасть простая, двураздельная, иногда отсутствует. Раковина разнообразной формы, преимущественно дискоконовая, от инволютной до эволютной.

Как показывают исследования (Boiko, 2005), дорсальное положение сифона не способствует быстрой транспортировке жидкости из камер фрагмокона, т.е. не является эффективным регулятором плавучести. У большинства климений были эволютные

уплощенные раковины, эти организмы могли вести исключительно планктонный образ жизни, и, обладая дорсальным сифоном, вряд ли были способными к значительным вертикальным миграциям в толще воды.

Отряд Praeglyphioceratida (фамен – турне). План строения определяется наличием очень широкой трехраздельнойentralной лопасти. Кроме нее имеются: наружная боковая, умбиликальная, внутренняя боковая и дорсальная лопасти. Раковина инволютная, дисконочная. Отряд очень малочисленный, в его состав входит не более 10 родов. По-видимому, в этой группе была реализована очередная попытка решить проблему плавучести за счет развития дополнительных резервуаров на centralной лопасти. В целом это направление не получило дальнейшего развития.

Отряд Prolecanitida (турне - скиф). Формы, объединяемые в этом отряде (54 рода), на всем протяжении своей истории занимают четко обособленное морфометрическое пространство и образуют компактную группу с хорошо прослеживаемой тенденцией к увеличению инволютности и сложности лопастной линии (Saunders, Work, 1997). Многие годы считалось, что исходный тип лопастной линии для всех пролеканитид трехлопастной: centralная, умбиликальная и дорсальная лопасти. По данным американских исследователей (Spinoza et al., 1975) у раннекаменноугольного пролеканита *Epicanites* вслед за лопастью U образуется лопасть L ($VU:D \rightarrow VLU:ID$) (рис. 1.15). Наши исследования материала по *Epicanites*, любезно предоставленного американскими коллегами, подтвердили их выводы. Д. Корн и его коллеги (Korn et al., 2003) изучили онтогенез турнейского пролеканита *Becanites africanus* и также пришли к выводу об однотипном развитии лопастной линии у ранних пролеканитид и гониатитид: примасутура $VU:D \rightarrow$ третья лопастная линия $VLU:ID$ (рис. 1.15). У более молодых представителей отряда (подотряд *Medlicottina*) в примасутуре возникает внутренняя боковая лопасть (четвертая), как показали исследования пермского рода пролеканитид *Synartinskia* (Леонова, Воронов, 1989) развитие идет по типу $VU:ID \rightarrow VLUU^1U^2...:ID$ (рис. 1.15). По-

видимому, стоит пересмотреть устоявшийся взгляд на пролеканитид, как на группу аммоноидей, развивавшуюся по U-типу.

Основным звеном развития наиболее многочисленного подотряда *Medlicottina* было прогрессивное усложнение вершины наружного седла путем образования многочисленных аддентивных лопастей в зоне вентро-латерального перегиба. Число наружных и внутренних боковых лопастей также увеличивалось в филогенезе.

Отряд Goniatitida (турне - чансин) наиболее многочисленная и морфологически разнообразная группа палеозойских аммоноидей. Общее число родов в отряде составляет 330. Исходный тип лопастной линии (план строения) VLU:ID. Примасутура VU:D Для представителей подотряда *Goniatitina*, включающего большинство каменноугольных и часть пермских семейств, были характерны «гониатитовые» восьмилопастные линии, состоящие из вентральной, дорсальной и парных наружных и внутренних боковых и умбиликальных лопастей. Но в некоторых группах, например, в пермском подотряде *Cyclolobina* число лопастей достигало 60, а уровень их рассеченности был сравним с мезозойскими аммонитами. Гониатиты представляли все размерные классы, известные у палеозойских аммоноидей, от карликов с диаметром менее 1 см до гигантов с диаметром раковины более полуметра. Как и у пролеканитид, у гониатитид сифон всегда занимал краевое вентральное положение. Форма раковины от змеевидной эволютной (*Rhymnoceras*, *Svetlanoceras*) до совершенно инволютной оксиконовой (*Girtioceras*, *Kazakhoceras*) или сфероконой (*Proshumardites*, *Neocrimites*). Сечение оборота от высокого и изометричного до низкого щелевидного. Естественно, такое разнообразие морфологической структуры определяло и широкий спектр адаптаций. Гониатиты занимали все экологические ниши в позднепалеозойских бассейнах, причем в отличие от других палеозойских отрядов (в которых доминировали 1-2 жизненные формы) их представительство в основных типах жизненных форм было достаточно равномерным, на каждом этапе истории гониатиты обитали и в толще воды, и в придонных слоях, и у

поверхности. При этом они по своим морфометрическим данным никогда не пересекались с морфопространством пролеканитид.

Отряд Ceratitida (роуд – рэт) – первые цератиты появились в самом конце палеозоя, на границе нижней и средней перми. Исходный тип лопастной линии VL:ID, хотя у самых примитивных форм примасутура могла быть трехлопастной, а у продвинутых пятилопастной. Несмотря на то, что цератиты связаны в своем происхождении с пролеканитидами, их планы строения резко различаются по характеруentralной лопасти: у пролеканитид она трехраздельная, а у цератитов – двухраздельная. Первые цератиты были эволюционными формами средних размеров, с примитивной лопастной линией. Положение сифона изменялось в онтогенезе, у многих форм на ранних стадиях оно было субцентральным. На взрослых стадиях у всех цератитов оно краевое центральное. Таксоны высокого ранга - подотряды (всего десять, а в перми - два) выделяются по основным типам развития лопастной линии (Шевырев, 2006 б). В систематике цератитов на семейственном - родовом уровне лопастная линия не имеет столь решающего значения, как в систематике гониатитов или пролеканитов, для позднепермских групп гораздо шире используется скульптура раковины. Наиболее характерной морфологической особенностью пермских цератитов является полное отсутствие субсфероконовых и сфероконовых форм, очень распространенных среди гониатитов. Почти все многообразие пермских цератитов было представлено более или менее эволюционными формами, с невысоким и нешироким сечением оборота. Исключением являются лишь Arachoceratidae, раковина которых принимала весьма экзотические формы с уплощенной или килеватой центральной стороной и сильно оттянутыми приумбиликальными зонами (рис.1.16), некоторых из них мы относим к бентопелагической жизненной форме. Цератиты обитали в толще воды, и, судя по морфологии раковины, преимущественно вели пассивный (планктонные жизненные формы) или более активный (нектобентосные жизненные формы) образ жизни.

Нами была предпринята попытка показать, что имеются функциональные обоснования различий в планах строения указанных выше групп, на основании которых их можно считать самостоятельными таксонами отрядного ранга. Общим для всех этих групп, за исключением бактритид и аммоидей, является способ управления плавучестью аналогичный тому, который существует у современного наутилуса – наполнение камер фрагмокона свободной жидкостью. Мы не нашли каких-либо принципиальных функциональных различий, которые могли бы служить критериями их объединения в разные подклассы. Наиболее вероятным функциональным критерием для этого могла бы служить первичная исходная форма раковины: ортоконовая или циртоконовая, что действительно определяет принципиальные различия в способах ориентировки и стабилизации животного, но не в управлении плавучестью. Принятие такой точки зрения привело бы к системе, предложенной Ф. А. Журавлевой (1972): *Nautiloda* и *Orthoceroda* с включением аммоидей и колеоидей в последний подкласс. Такое решение кажется нам неприемлемым, так как не придает значения принципиальным функциональным отличиям в способах управления плавучестью у аммоидей. Обособление эндоцерид и актиноцерид, а также эллесмероцерид (Шевырев, 2005а) в качестве подклассов не имеет функционального обоснования, более значимого, чем для других отрядов. Возможно, что дальнейшие исследования позволят выявить какие-то принципиальные особенности этих групп (помимо просто морфологических), которые позволяют обосновать их более высокий ранг. Однако в настоящее время мы не располагаем такими сведениями. Поэтому в данной работе мы подразделяем всех палеозойских цефалопод на две группы без придания им формального таксономического ранга: неаммоиды и аммоиды. Такое подразделение является достаточно широко принятым в описательных работах, посвященных постсилурийским цефалоподам. Аммоиды представляют собой таксономически более однородную группу и, вероятно, могут рассматриваться как полноценный подкласс.

Таким образом, мы принимаем и рассматриваем в последующих главах такие отряды палеозойских цефалопод:

Nonammonoids

- 1.Protactinocerida Chen et Qi, 1979 - Cm
- 2.Yanhecerida Chen et Qi, 1979 -Cm
- 3.Ellesmerocerida Flower, 1950 Cm-O3
- 4.Intejocerida Balashov, 1960 O1
- 5.Endocerida Teichert, 1933 O1-O3
- 6.Actinocerida Teichert, 1933 O1-C2
- 7.Orthocerida Kuhn, 1940 O1-T
- 8.Pseudorthocerida Barskov, 1968 O1-T
- 9.Tarphycerida Flower, 1950 O1-D3
- 10.Lituitida Starobogatov, 1983 - O1-D2
- 11.Oncocerida Flower, 1950 O2-C1
- 12.Ascocerida Kuhn, 1940 O2- S

13.Discosorida Flower, 1950 O2-D3

14.Barrandeocerida Flower, 1950 O2-D3

15.Nautilida Agassiz, 1847 D1-R

16.Bactritida Shimansky, 1951 O1? D-T

Ammonoidea

- 17.Anarcestida Miller et Furnish, 1954 - D
- 18.Tornoceratida Wedekind, 1918 - D-P3
- 19.Goniatitida Hyatt, 1884 - C1-P3
- 20.Praeglyphyoceratida Ruzhencev, 1957 - D3-C1
- 21.Clymeniida Hyatt, 1884 -D3
- 22.Prolecanitida Miller et Furnish, 1954 -C1-T1
- 23.Ceratitida Hyatt, 1884 - P2-T

Глава 2. Жизненные формы цефалопод

2.1. Общее понятие о жизненных формах

Впервые понятие о том, что в настоящее время обозначается как жизненная форма, было введено в 1806 г. Александром фон Гумбольдтом. Он выделил 19 «основных форм» растений, которые характеризуются общностью морфологического «физиогномического» облика. Хотя уже в XIX веке понятие об «основных формах» нашло широкое применение в ботанике, первое формальное определение жизненной формы у растений было сформулировано только через сто лет (Warming, 1908, с.27): «жизненная форма – это форма, в которой вегетативное тело растения (индивидуа) находится в гармонии с внешней средой в течение всей его жизни, от колыбели до гроба, от семени до отмирания». В ботанике создано несколько систем жизненных форм, наибольшим применением пользуется система К. Раункиера (Raunkiaer, 1905), в которой сходство внешнего облика растений, объединяемых в одну жизненную форму, связывается с положением почек возобновления над землей.

В зоологии понятие о жизненных формах появилось позже и впервые было сформулировано К. Фридериксом (Friederichs, 1930): «к одной и той же жизненной форме относятся те живые существа (виды, поколения или стадии развития), которые живут в сходных местообитаниях и ведут сходный образ жизни...головастик относится к той же жизненной форме, что и большинство рыб, лягушка – к другой» (цит. по Кашкаров, 1933, с.123)

Попытки выяснения причин морфологического сходства как ответа на сходные требования среды обитания привели к созданию общих систем жизненных форм в виде иерархической структуры, параллельной таксономической системе. Было предложено три таких системы (Gams, 1918; Friederichs, 1930; Алеев, Бурдак, 1984). Алеев (1986) предпочтает пользоваться не термином жизненная форма, а термином экоморфа. Он обосновывает необходимость создания науки «экоморфологии», как одного из фундаментальных разделов общей биологии. Несмотря на вероятную полезность

построения общих систем жизненных форм (экоморф) для обсуждения некоторых общих проблем онтогенеза, филогенеза и взаимоотношений организма и среды, их использование для решения конкретных вопросов структуры, становления и эволюции таксонов, сообществ и экосистем не нашло применения.

По Х. Гамсу (Gams, 1918), характеристика жизненной формы (хотя он не дает формального определения этому термину) должна основываться на «эфармонических» (приспособительных, экологических) признаках. С этой работы берет начало распространенное понимание жизненной формы как группы организмов далеких систематически, но имеющих сходный габитус, сложившийся в результате приспособления к окружающей среде.

Однако до настоящего времени общепринятое определение и единые критерии выделения жизненных форм и в ботанике, и в зоологии отсутствуют. Существует не менее пяти противоречивых подходов к их выделению и пониманию (Алеев, 1986). Так, имеются представления о том, что каждый таксон, каждый вид представляет собой отдельную жизненную форму (Северцов, 1937). А. Ремане (Remane, 1943), напротив, считает, что каждый конкретный вид не может представлять только одну жизненную форму, но входит в разные системы жизненных форм. Ф. Кюнельт (Kuhnelt, 1970) предлагает пользоваться одновременно семью параллельными системами жизненных форм. С нашей точки зрения, причиной различий в подходах и разногласий в понимании и критериях выделения жизненных форм являются различия в тех целях и задачах, которые предполагает решать исследователь, выделяя жизненные формы. Несомненно также, что в разных группах и понимание и критерии могут быть разными.

Приведем несколько определений жизненной формы, имеющих хождение в Интернете: **Жизненная форма** - однородная биологическая форма, характеризующаяся общим габитусом, связанным с ее биологией развития и внутренней структурой органов, возникшей в определенных экологических условиях и отражающих приспособленность к этим условиям (<http://www.cladonia.ru/dict.html#Ж>); - экологический тип животных,

образованный представителями разных отрядов, живущих в сходных условиях, вырабатывающих близкий образ жизни и обладающих подобной формой тела (<http://www.glossary.ru/>); - внешнюю форму, отражающую способ взаимодействия со средой обитания, называют жизненной формой вида. (<http://shkola.lv/index.php>) - группа особей (разных видов или внутри одного вида), имеющих сходные экологоморфологические приспособления для обитания в одинаковой среде (<http://enciclopaedia.ru/>); - общая экологическая характеристика вида, рода и любой более крупной систематической категории (<http://www.aquaworlds.com/aquaculture>). В Палеонтологическом словаре (1965, стр. 117) дано следующее объяснение: «группа организмов, выделенная на основании общих особенностей их внешнего облика, отражающих приспособление к специфическим условиям среды».

Несмотря на различия, во всех приведенных определениях отражена взаимная обусловленность трех групп сходств, на основе которых выделяются жизненные формы:

1. сходство морфологического облика (габитуса), 2. сходство образа жизни и связанное с ним сходство физиологических особенностей, 3. принадлежность к сходной среде обитания как причине двух указанных сходств. Различия в определениях зависят от того, какой из этих групп сходств отдается приоритет. В первоопределениях жизненной формы и в ботанике, и в зоологии приоритет отдается сходству в образе жизни и в принадлежности к определенному биотопу и, в меньшей степени, морфологическому сходству. Каждый таксон обладает собственной специфической сложившейся исторически системой адаптаций к среде. Организмы, обитающие в одном биотопе и ведущие сходный образ жизни, не обязательно имеют сходную морфологию. Так, пелагические микропланктонные формы имеют различную морфологию (сравните фораминифер, радиолярий, остракод, диатомовых). То же можно сказать и о мезо- и макропланктонных формах. Так, пелагические птероподы, ведущие сходный образ жизни, обладают весьма разнообразной морфологией. Среди современных цефалопод морфологически различны планктонные осьминоги, кальмары и спиры. И наоборот,

сходство морфологии может и не свидетельствовать об обитании в одном биотопе и сходстве образа жизни. Так, отметим сходство раковины у пелагических *Jantina* и бентосных *Natica* и многие другие примеры. Несомненно, что во всех случаях морфологические признаки несут ту или иную адаптивную экологическую нагрузку. Экологический смысл выделения жизненных форм - это группировка организмов в соответствии с их принадлежностью к определенным экотопам, а в общем смысле к подразделениям экосферы.

При выделении жизненных форм среди ныне живущих организмов первостепенное значение имеют непосредственные наблюдения за приуроченностью организмов к определенному местообитанию, за образом жизни и фиксация сходства морфологического выражения адаптаций, соответствующих данному экотопу и образу жизни. Для ископаемых форм обоснование принадлежности к определенной адаптивной зоне и выявление образа жизни основано на функциональной интерпретации особенностей морфологии скелетных остатков, а также на их принадлежности к определенным фациям и на тафономических наблюдениях.

Выделение жизненных форм в составе таксонов любого ранга имеет значение в нескольких отношениях. Это, во-первых, позволяет охарактеризовать экологическую структуру таксона, а, прослеживание изменений в экологической структуре в исторической ретроспективе, понять экологическую обусловленность филогенеза и процесс экогенеза таксона.

Во-вторых, выяснение таксономического и морфологического разнообразия жизненных форм в каком-либо регионе или бассейне, позволяет выявить морфологическое и таксономическое «богатство», соотношение и относительный объем адаптивных зон данного региона или бассейна. В-третьих, прослеживание изменений в экологической структуре отдельных таксономических групп во времени дает возможность оценить изменения в пространственном распространении, объем, структуру и соотношение экотопов в системе экосферы Земли в прошлом.

Из многочисленных общих формулировок понятия жизненной формы для нашего анализа ископаемых цефалопод более всего применимо понимание жизненной формы, предложенное Д. А. Криволуцким (1971). Это адаптивный тип, формирующийся «... среди представителей одной таксономической группы (хотя и высокого ранга), когда в разных ветвях группы возникают признаки глубокого конвергентного сходства при обитании в одинаковой среде». «Однаковой экологической средой» применительно к морской среде следует считать единую адаптивную зону. В понятие адаптивной зоны входит пространственный элемент (пелагиаль, бенталь) с его физическими параметрами и способ существования в этом пространстве. Поэтому первым уровнем в иерархии жизненных форм морских беспозвоночных является подразделение их на бентосную (эпифаунный, инфаунный, псаммон) и пелагическую (нектон, планктон) группы. Дальнейшие подразделения могут проводиться по трофическому признаку (фильтраторы, детритояды, собиратели, хищники разного типа и т.д.), по степени подвижности и способу движения и по любым другим параметрам, в зависимости от таксономической группы и целей исследования. В нашей работе при изучении жизненных форм ископаемых цефалопод мы естественным образом ограничены первым уровнем иерархии жизненных форм.

За основную единицу жизненных форм при рассмотрении экологической специализации отрядов цефалопод и ее изменений по периодам палеозоя в целом принят таксономический род, а изменения экологической структуры сообществ цефалопод, населявших Уральский палеобассейн, рассматриваются на уровне видов.

2.2. Понятие о жизненных формах цефалопод.

Впервые экологические группы ископаемых цефалопод, соответствующие понятию «жизненные формы», были выделены основоположником этологической палеонтологии Луи Долло (Dollo, 1912; 1922). (Рис 2.1).

Заключения Л. Долло об экологии и образе жизни конкретных групп ископаемых цефалопод представляют сейчас лишь исторический интерес, но его принцип экологической интерпретации с отнесением отдельных родов к планктону, нектону или бентосу, основанный на морфологическом анализе, полностью сохраняют свое значение. Представления Долло более соответствуют действительности, чем распространенное мнение, которое до настоящего времени повторяется в учебниках и даже научных работах (см. например, Kröger, 2005) о том, что все аммоноиды были активными нектонными хищниками. Последнее не только не верно и не только не может быть обосновано конструктивными особенностями наружной раковины, функционирующей как газово-жидкостный поплавок, но и просто противоречит здравому смыслу.

Первая систематизация ныне живущих цефалопод по адаптивным зонам была предпринята в 1967 г. Г. Воссом, выделившим эпи-, мезо-, бати-, абиссопелагические и эпи-, мезо-, бати-, абиссобентические жизненные формы (цит. по Несис, 1973). Как можно видеть, в этих группировках учитывались место (пелагиаль - бенталь) и глубина обитания, т. е. непосредственно наблюдаемая приуроченность к определенным адаптивным зонам. Другие экологические и морфологические особенности не анализировались. Этот подход очевидно неприемлем для характеристики ископаемых форм, для которых именно морфологический и функциональный анализ является основой для суждения о принадлежности к той или иной адаптивной зоне.

Подробная классификация жизненных форм современных цефалопод была предложена К. Н. Несисом (1973). Она построена по дихотомическому иерархическому принципу, за единицу классификации в ней принят таксономический род. На верхнем уровне иерархии все цефалоподы делятся на обитателей бентали, шельфа и пелагиали. В конечном звене системы выделено 23 родовых экологических группировки. Принадлежность родов к одной и той же экологической группе, кроме общности биотопа, основана на сходстве в степени подвижности и механизма движения, способе добывания пищи. Морфологические особенности входят в характеристику группы, но не выступают в

качестве критерия классификации, хотя и могут служить таковыми. Выделенные Несисом 23 экологические группы не являются равноценными жизненными формами, и в последующих публикациях сам автор сводит их число до пяти (Несис, 1975, 1976): **бентосная, бентопелагическая, нектобентосная, нектонная и планктонная.**

Общая характеристика их следующая (по Несис, 1976).

Бентосная жизненная форма. Передвигаются по дну, редко пользуются воронкой. Размеры от мелких до крупных (редко). Живут поодиночке. Питаются донными членистоногими и моллюсками. По типу питания обшариватели. Яйца крупные, развитие прямое без пелагической стадии. Главным образом, осьминоги.

Бентопелагическая жизненная форма. Придонные животные, передвигаются не по дну, а с помощью воронки на короткие расстояния, скорость движения невелика. Хорошо маневрируют. Обшариватели и подкрадывающиеся хищники. Развитие прямое без пелагической стадии. Глубоководные осьминоги, единственный современный представитель с наружной раковиной – наутилус.

Нектобентосная жизненная форма. Определяется два типа – тип сепии и тип неритические кальмары. Tип сепии. Переходные формы от бентосных и бентопелагических. Тесно связаны с дном, которое используют как место ночевки, засады, откладки яиц. Размеры средние или мелкие. Питаются движущейся добычей. Могут совершать быстрые броски. Скрадывающие хищники и засадчики. Часто живут стаями. Яйца крупные донные. Tип неритические кальмары. Переходные формы к нектонным. Обитают на шельфе. С дном связаны только для откладки яиц. Активные быстрые хищники со стайным способом охоты. Яйца мелкие, развитие с пелагической стадией.

Нектонная жизненная форма. Постоянные обитатели пелагии с дном не связаны. Плавают быстро с помощью воронки. Активные стайные хищники. Яйца мелкие, их много, развитие растянутое с пелагической «личинкой», которая сильно отличается от взрослого животного. В современной фауне представлены океаническими кальмарами.

Планктонная жизненная форма. Постоянно пелагические животные средних, мелких, иногда крупных размером. Планктонофаги, иногда стайные животные. Не способны к длительным перемещениям с помощью воронки. Яйца обычно пелагические, развитие очень длительное. На личиночной стадии часто совершенно не похожи на взрослых.

В дальнейшем изложении мы будем пользоваться этими подразделениями, за исключением того, что поскольку выделение нектонной жизненной формы (т.е. активно плавающих организмов, способных охотиться вдогон) среди наружнораковинных цефалопод, обладающих газово-жидкостным поплавком, не может быть достоверно обосновано, эта жизненная форма отдельно не обозначается. Одну и ту же жизненную форму могут представлять животные с различной морфологией раковины – прямой, согнутой, планоспиральной с разными параметрами, гетероморфной, но обладающие функциональными характеристиками, свидетельствующими об определенной жизненной форме.

2.3. Экологическое (адаптивное) значение конструктивных особенностей наружной раковины ископаемых цефалопод, критерии и методы выделения среди них жизненных форм.

Характеристика жизненных форм современных внутреннераковинных цефалопод базируется на прямых наблюдениях о местообитании, размножении, трофических предпочтениях. Сходство морфологии – форма тела, строение воронки, придатков головы и мантии и др. отмечается, но не является определяющим критерием. Тем не менее, согласно принятому выше определению понятия «жизненная форма», именно конвергентное морфологическое сходство обосновывает выделение жизненных форм и отнесение конкретных родов и видов к той или иной из них.

Выделение жизненных форм среди ископаемых цефалопод невозможно путем прямого наблюдения их образа жизни и распределения по адаптивным зонам моря. Параметры последних к тому же могли быть в отдаленные геологические времена иными, чем в

современности. Поэтому приводимые ниже характеристики жизненных форм ископаемых основаны, главным образом, на функциональном анализе конструктивных особенностей раковины, на строении тех ее элементов, которые несут адаптивную нагрузку и дополнены признаками строения мягкого тела, которые могут быть выявлены по раковине. При этом аналогии со строением ныне живущих цефалопод могут оказаться лишь незначительной помошь, так как в современной фауне «раковинные» формы, которые обладают сравнимыми морфологией и механизмами гидростатики (поплавковый тип плавучести), представлены лишь примерно десятью родами сепиид и двумя родами наутилид. Отметим здесь, что три основных морфологических типа современных раковинных цефалопод – Sepiida (несколько родов), Spirula и Nautilus (Allonautilus) – принадлежат к различным жизненным формам: нектобентосной, планктонной и бентопелагической соответственно. Причем лишь наутилиды имеют наружную раковину.

Критериями выделения жизненных форм среди ископаемых служат те особенности морфологии раковины и строения сифона, которые определяют основные гидростатические и гидродинамические качества животного, позволяющие судить о том, к какому адаптивному типу они могут быть отнесены. А также некоторые общебиологические соображения, сведения о типе индивидуального развития и тафономические данные, которые могут свидетельствовать об обстановках обитания. Основные гидродинамические и гидростатические характеристики, о которых можно судить по конструктивным особенностям наружной раковины различной морфологии следующие.

1. Степень плавучести. Степень плавучести, т. е. объем поплавка относительно объема (веса) мягкого тела, может быть качественно оценена по скорости расширения раковины. У прямых и согнутых форм степень плавучести является функцией угла расширения конической раковины, у свернутых форм – функцией скорости расширения оборота. Меньший угол расширения и меньшая скорость расширения оборотов

свидетельствуют о большем запасе плавучести, последняя в большинстве случаев должна компенсироваться заполнением камер фрагмокона жидкостью.

2. Способы поддержания ориентированного положения в воде находят свое отражение в форме раковины, в наличии или отсутствии специальных механизмов ориентировки – камерных и внутрисифонных отложений, в специфическом расположении перегородок, в характере скульптуры. Например, наличие у форм с прямой раковиной вентрально расположенного сифона с отложениями свидетельствует о прижизненном положении с горизонтальной продольной осью раковины и коррелятивно - о достаточно активном движении. Синусоидные перегородки, расположенные на дорсальной стороне раковины, как у некоторых аскоцерид и современных сепиид, также говорят о горизонтальном положении тела. Плотно свернутая инволютная раковина, в которой общий центр тяжести совмещен с центром плавучести, обладает безразличным равновесием в воде и не нуждается в дополнительных механизмах ориентировки. Присутствие скульптурных выростов раковины (длинные шипы, воротники, продольные ребра) также служит поддержанию ориентированного положения в воде.

3. Активность плавания обусловлена развитием аппарата активного плавания – объемом и формой мантийной полости и строением воронки. Активность плавания может быть оценена по пропорциям жилой камеры и степени выраженности вороночного синуса на раковине. Очевидно, например, что формы с очень длинной или очень короткой или уплощенной жилой камерой потенциально не могли иметь мантийную полость, функционально способную создать мощный пропульсивный импульс, и не могли быть активными пловцами и хищниками.

4. Обтекаемость раковины может быть одной из дополнительных характеристик способности к активному плаванию и зависит как от формы раковины, так и от скульптуры.

Для разных жизненных форм характерно различное развитие и сочетание названных гидростатических и гидродинамических качеств, что реализуется строением раковины.

Среди наружнораковинных цефалопод можно выделить несколько принципиально различных типов геометрии раковин, которые при функционировании в качестве газово-жидкостного поплавка обладают различными гидростатическими и гидродинамическими качествами. Основные морфологические типы раковин:

1. Прямые (ортокераконовые)
2. Согнутые (циртоцераконовые)
- 2а. согнутые эндогастрически (вентральная сторона, на которой расположена воронка вогнутая, дорсальная – выпуклая)
- 2б. согнутые экзогастрически (вентральная сторона – выпуклая, дорсальная – вогнутая)
3. Свернутые в одной плоскости (планоспиральные) с несоприкасающимися оборотами (гироцераконы), с соприкасающимися оборотами (наутиликоны), среди которых в зависимости от скорости возрастания оборота, инволютности и формы поперечного сечения применяются специальные названия (см. ниже).
4. Свернутые по спирали (трохоидные), обороты которых могут не соприкасаться, или соприкасаться с разной степенью объемлемости.
5. Гетероморфные – с меняющейся на протяжении онтогенеза геометрией раковины; например с трохоидной свернутостью на планоспиральную, с плотно свернутой раковиной на свободно свернутую, с планоспиральной на цирто- или ортоцераконовую.

В зависимости от геометрических параметров в пределах почти каждого из указанных типов раковины гидростатические и гидродинамические качества могут быть различными, поэтому животные с одним типом раковины могут принадлежать к разным жизненным формам. В последующих разделах главы предпринята попытка интерпретации

цефалопод с прямой и согнутой раковиной; со свернутой планоспиральной, трохоидной, а также с гетероморфоной раковиной в качестве различных жизненных форм.

2.4. Жизненные формы цефалопод с согнутой раковиной

По направлению согнутости различают два типа раковин: экзогастрические: вентральная сторона раковины выпуклая, дорсальная вогнутая, и эндогастрические: вентральная сторона вогнутая, дорсальная выпуклая. Эндогастрическая раковина является исходным морфологическим типом наружной раковины цефалопод.

Между эндогастрическими и экзогастрическими раковинами имеются определенные различия в потенциальных возможностях экологических адаптаций. У взвешенной в воде эндогастрической раковины в процессе ее роста (при отсутствии специальных механизмов ориентировки и стабилизации раковины в виде внутрикамерных или внутрисифонных отложений) центр плавучести смещается к апикальному концу. При этом животное поворачивается вверх вогнутой вентральной стороной, той, где находилась воронка, дорсальная сторона оказывается внизу, а голова обращена ко дну (рис. 2.2). Такая ситуация облегчала обследование дна головными придатками, но не способствовала сколько-нибудь активному плаванию с помощью воронки, располагавшейся выше головы. Таким образом, сама конструкция раковины допускала лишь медленное парение над дном. Все это позволяет считать такие формы принадлежащими к бентопелагической жизненной форме.

Строение экзогастрической раковины допускает более широкие возможности экологических адаптаций. При росте животное ориентируется таким образом, что от горизонтали вверх приподнимается дорсальная сторона устья, а вентральная сторона, где располагается воронка, занимает горизонтальное положение (рис. 2.2). Такая ситуация коренным образом отличается от предыдущей, и более способствует использованию воронки как активного движителя. Животное с экзогастрической раковиной способно к

более активному плаванию над дном. Это позволяет считать, что такие формы могут быть отнесены к нектобентосной жизненной форме.

Сказанное относится к относительно узкоконическим согнутым раковинам с углом расширения не более 15° . У ширококонических форм направление согнутости не имеет существенного значения, так как смещение центра плавучести при росте незначительно, и животные в любом случае не смогут занять иного положения, кроме гипостомного (устремленного вниз). Такие формы конструктивно не приспособлены к активному плаванию, и, независимо от направления согнутости, могут быть отнесены или к бентосной жизненной форме (если угол расширения превышает 30°), или к бентопелагической, или к планктонной (см. ниже). Ниже рассматриваются характерные морфологические особенности согнутых раковин, на основании которых можно выделить среди них различные жизненные формы (таблица 2.1).

Бентосная жизненная форма – угол расширения раковины превышает 30° , объем фрагмокона равен или меньше объема жилой камеры. Устье широко открытое. Гипономический синус может отсутствовать. Внутрисифонные и камерные отложения отсутствуют.

Бентопелагическая жизненная форма – угол расширения больше от 15° до 30° . Объем фрагмокона может незначительно превышать объем жилой камеры, устье суженное, часто косое или закрытое. Гипономический синус выражен. Эндогастрические сильно согнутые формы могут иметь внутрисифонные или камерные отложения в апикальных частях раковины.

Нектобентосная жизненная форма – угол расширения менее 15° . Объем фрагмокона превышает объем жилой камеры. Устье открытое, гипономический синус выражен. Преимущественно экзогастрические формы. Могут присутствовать внутрисифонные структуры и камерные отложения, служащие для стабилизации раковины.

Планктонная жизненная форма – ее главная морфологическая черта – наличие сильно суженного или закрытого устья, как свидетельство постоянного пребывания в пелагиали в гипостомном положении. В большинстве случаев – небольшие размеры раковины. Широко конические раковины, с углом расширения больше 30° часто имеют бочонкообразный облик. Более длинно (узко) конические формы, обладавшие большим запасом плавучести, вероятно, занимали верхние горизонты пелагиали, ширококонические были более глубоководными. Основные типы жизненных форм цефалопод, обладавших согнутой раковиной, показаны на рис. 2.3.

Таблица 2.1. Морфологические критерии выделения жизненных форм среди представителей наружнораковинных цефалопод с согнутой раковиной.

Жизненная форма	Угол расширения	Отношение фрагмокона и жилой камеры	Форма устья	Гипономический синус	Камерные и внутрисифонные отложения
Бентосная	Больше 30°	Фрагмокон равен или меньше жилой камеры	Широко открытое	Может отсутствовать	Отсутствуют
Бентопелагическая	Больше 15°	Фрагмокон равен или больше жилой камеры	Суженно-е косое, закрытое	Присутствует	Могут присутствовать
Нектобентосная	Менее 15°	Фрагмокон больше жилой камеры	Открытое	Присутствует	Могут присутствовать
Планктонная	Больше 30°	Фрагмокон больше жилой камеры	Закрытое	Присутствует	Отсутствуют

2.5. Жизненные формы цефалопод с прямой раковиной.

Наличие относительно длинной конической прямой раковины адаптивно оправдано в том случае, если она может быть сориентирована и стабилизирована в горизонтальном направлении, удобном для активного плавания.

Практически у всех форм с прямой раковиной имеются механизмы ориентировки и стабилизации ее в горизонтальном положении в виде внутрисифонных, камерных отложений или и тех, и других. Неизвестны они в отряде Bactritida. Характерные особенности строения прямых раковин, позволяющие выделить среди животных с такой раковиной жизненные формы, следующие.

Бентосная жизненная форма – раковина средних и крупных до очень крупных размеров (0,5 – 3м). Широкий краевой сифон с массивными внутрисифонными отложениями. Поперечное сечение круглое, чаще сжатое дорсовентрально, иногда с уплощеннойentralной стороной и линзовидное. Крупная начальная камера свидетельствует о наличии крупных яиц и прямом развитии.

Бентопелагическая жизненная форма – раковина средних размеров, главные особенности: большой угол расширения раковины (более 15°), объем жилой камеры равен или больше объема фрагмокона, устье суженное, часто косое. Могут присутствовать внутрисифонные структуры и камерные отложения. Протоконх, как правило, отсутствует.

Нектобентосная жизненная форма - самая распространенная жизненная форма. Раковина средних размеров длинноконическая с углом расширения менее 15°, объем фрагмокона превышает объем жилой камеры. Присутствуют специальные механизмы ориентировки в горизонтальном положении животного в виде внутрисифонных и камерных отложений. Начальные камеры обычно мелкие, у некоторых форм имеется субсферический протоконх, что свидетельствует о наличии мелких яиц и о том, что часть жизненного цикла животного могла проходить в пелагиали. Поперечное сечение круглое

или сжато дорсовентрально, часто с уплощенной вентральной стороной. У некоторых оно сжато латерально, такие формы рассматриваются как более нектонизированные.

Планктонная жизненная форма - признаками, свидетельствующими об адаптации к планктонному образу жизни являются, длинноконическая раковина, обладающая высокой плавучестью; наличие мелких начальных частей раковины с протоконхом, что свидетельствует о многочисленных яйцах и, возможно, пелагической кладке; отсутствие внутрисифонных и камерных отложений. К планктону могут быть отнесены также формы с поперечно кольчатой раковиной, которая интерпретируется как адаптация к постоянно гипостомному положению. Основные типы жизненных форм цефалопод с прямой раковиной показаны на рис. 2.4.

Табл. 2.2. Критерии выделения жизненных форм цефалопод с прямой раковиной

Жизненная форма	Угол расширения	Отношение фрагмокона и жилой камеры	Форма устья	Камерные внутри-сифонные отложения	Другие признаки
Бентосная	Любой	Часто фрагмокон меньше жилой камеры	Открытое суженное	Присутствуют массивные внутри- сифонные отложения	Обычно крупные и очень крупные размеры (50 – 150, до 300 см)
Бентопелагическая	Больше 15°	Фрагмокон равен или меньше жилой камеры, относительно короткие камеры	Суженное, косое, закрытое, редко открытое	Могут присутствовать	
Нектобентос-	Менее 15°	Фрагмокон	Открытое	Присутствую	Часто

ная		больше жилой камеры		т	дорсовент- рально сжатое сечение и/или уплощенная центральная сторона
Планктонная	Любой	Фрагмокон больше жилой камеры, камеры длинные	Суженное , косое, закрытое	Отсутствуют	Обычно мелкие размеры и наличие протоконха, кольчатая скульптура

2.6. Жизненные формы цефалопод с планоспиральной раковиной

Приобретение планоспиральной свернутости раковиной с газово-жидкостным поплавком существенно упрощает проблему ориентировки и стабилизации животного в определенном положении: центр тяжести и центр плавучести может быть расположен на одной вертикали или даже в одной точке, как у современного наутилуса, у которого центр плавучести лежит на два мм выше центра тяжести. В этом случае животное находится в воде в состоянии безразличного равновесия. В отличие от животных, обладающих прямой или согнутой раковиной, необходимость иметь специальные механизмы ориентировки и стабилизации раковины в приемлемом для жизнедеятельности положении отсутствует.

Морфологическое разнообразие свернутых раковин достаточно велико. Попытки его описания и систематизации предпринимались еще в первой половине позапрошлого века (Trueman, 1841 и др.). Основу современного понимания разнообразия

конструктивных особенностей планосpirальных раковин цефалопод заложили работы Д. Раупа (Raup, 1966, 1967). Им предложен простой и визуально наглядный способ характеристики планосpirальных раковин по трем измеряемым параметрам: скорость расширения оборотов (W), форма образующей кривой (D) и пропорции поперечного сечения оборотов (S) (Рис. 2.5). Раупом показано теоретически возможное разнообразие их морфологии и его реализация у аммоидей.

Данные Раупа были основаны на измерениях 405 родов: палеозойских (44 рода) и мезозойских (361 род) аммоидей с плотно свернутой раковиной (Рис. 2.5). Основные выводы Раупа могут быть сведены к следующему:

1. Раковины аммонитов по скорости расширения оборотов и степени их объемлемости занимают довольно обширную область, но почти не выходят за линию, отмечающую формы с не соприкасающимися оборотами ($W=1/D$).
2. Общее распределение одномодально: наибольшее число родов группируется вокруг одной модальной области ($W \sim 2$, $D = 0,3\text{--}0,4$).
3. Отдельные таксоны (это было показано для палеозойских гониатитов и мезозойских литоцератин) занимают мало соприкасающиеся морфологические области. Такое положение связано, вероятно, с различиями в образе жизни и местообитании.
4. Современный наутилус выпадает из области типичной для аммонитов, и, по словам Раупа, «... остается только гадать, случайно ли это различие, или же оно отражает тот факт, что наутилус, а может быть и все наутилоиды в ходе эволюции приспособились к другому адаптивному пику» (Raup, 1967, p.51).

К настоящему времени проведены многочисленные исследования, посвященные выявлению разнообразия геометрии свернутых раковин различных таксонов цефалопод, ее изменениям на протяжении исторического развития, функциональному и адаптивному значению (Барсков, 1976, 1988, 1989; Ward, 1980; Chamberlain, 1976, 1980, 1981; Crick, 1983, Bayer, Mc'Gree, 1984; Saunders, Swan, 1984; Saunders, Shapiro, 1986, Swan, Saunders, 1987; Nikolaeva, Barskov, 1994; Saunders, Work, 1996; Nikolaeva, 1999; Saunders et al., 1999,

2004; Korn, 2000; Korn, Klug, 2003; Бойко, 2006, Коновалова, 2006, Киселев, 2006 и др.).

Данные по палеозойским аммоноидеям (597 родов агониатитов, гониатитов, пролеканитид и цератитов), приведенные в работе (Saunders et al., 2004), дополненные нами до 648 родов, дают исчерпывающую на настоящее время по полноте картину распределения морфологии планосpirальных раковин в этих отрядах. Материалы по планосpirальным раковинам неаммоноидных цефалопод (отряды Taphycerida, Barrandeocerida, Lituitida, Nautilida и несколько родов Oncocerida) приведены в работах Барского (1976, 1989) и дополнены Уардом (Ward, 1980).

Основным результатом проведенных исследований является выявление неравномерного распределения свернутых раковин по рауповским параметрам, как среди аммоноидей, так и среди неаммоноидных цефалопод. На диаграмме зависимости W/D среди взятых в целом палеозойских аммоноидей выделено 6 областей преимущественной геометрической формы раковины (Рис. 2.6), среди неаммоноидов – 5 областей (Рис. 2.7). Хотя их общие морфологические поля совпадают по параметрам степени инволютности оборотов (рауповский параметр D), области значения отличаются в некоторых случаях весьма существенно (Рис. 2.8.) При первом описании модальные области у аммоноидей (Saunders et al., 2004) и неаммоноидов (Барков, 1979, 1989) получили разные обозначения. В этой работе для облегчения их сравнения эти области переименованы и показано их примерное соответствие друг другу по параметру D (Таблица 2.3).

Таблица 2.3. Унификация обозначений модальных морфологических областей формы раковины.

Saunders et. al., 2004	Принятые в работе	Барков, 1979, 1989	Принятые в работе
A	1A' (D=0-0,15; W=1-1,75)	-	-
A	1A (D=0-0,15); W=1,71-2,3)	B	1N (D=0-0,15; W=1,7-2,7)
B	2A (D=0,15-0,35; W=1-2,1)	-	-

C	3A (D=0,35-0,8; W=1 -2,3)	A	3N (D=0,4-0,7; W=1,5-2,5)
D	4A (D=0-0,15; W=2,31-3,3)	-	4N (D=0-0,15; W=2,7-3,5)
E	5A (D=0,125-0,25; W=2,1-3,3)	-	-
F	6A (D=0,25-0,4; W=2,1-3,3)	Б	2N (D=0,15-0,4; W=1,7-3,1)
-	-	Г	5N (D=0-0,1; W=3,35-4,0)

Как справедливо полагают предыдущие авторы, наличие модальных областей наиболее предпочтаемой формы раковины не является результатом оптимизации какого-то одного функционального фактора (Raup, 1967), а отражает комбинированное влияние гидростатических и гидродинамических качеств, филогенетических традиций и влияние внешних факторов (Saunders et al., 2004), а также различий в образе жизни и местообитании (Raup, 1967). Saunders et al. (2004, p. 33) предполагают, что может иметь место также случайность, в смысле Gould (1989), признавая однако, что этот фактор невозможно обоснованно «...уловить и задокументировать». Таким образом, принадлежность определенных форм к одной и той же модальной морфологической области, обусловленное сходством конструкции раковины, является их адаптивной характеристикой и отражает принадлежность определенной адаптивной зоне, то есть, к одной из жизненных форм в том их понимании, которое принято в этой работе. Одним из несомненных доказательств того, что модальные морфологические области представляют собой отражение принадлежности к определенной жизненной форме, является то, что разные таксономические группы различного ранга могли в процессе эволюции занимать разные морфологические области. Это свидетельствует, в частности и о том, что сама по себе эволюция имеет приспособительный характер.

Эксперименты Р. Реймента (Reyment, 1973) открыли возможности адаптивной интерпретации формы раковины на основе рауповских параметров. Были показаны

принципиальные различия в гидростатических качествах трех основных морфологических (геометрических) типов раковин аммоноидей: инволютные быстро расширяющиеся (тип *Nautilus*, модальная область 4N наутилоидей), эволютные медленно расширяющиеся (тип *Dactylioceras*, модальная область 3N наутилоидей и 3A аммоноидей) и полуинволютные умеренно расширяющиеся (тип *Ceratites*, модальная область - типичная для мезозойских аммонитов, близкая к модальной области 2N наутилоидей и модальной области 6A палеозойских аммоноидей) (Рис. 2.9). Позже (Chamberlain, 1980, Saunders, Swan, 1984; Saunders, Shapiro, 1986, Swan, Saunders, 1987, Jacobs, 1992 и др.) было показано, что рауповские параметры позволяют оценить и другие характеристики раковины, такие, как длина и форма жилой камеры, положение устья, обтекаемость, прочность, устойчивость и возможности активного плавания.

Уже самое общее сравнение двух графиков (рис.2.8) показывает, что в положении модальных морфологических областей аммоноидей и неаммоноидов имеются существенные различия. Более 70% родов палеозойских аммоноидей имеют скорость расширения оборотов W менее 2, тогда как у подавляющего числа родов неаммоноидов это значение больше, а у постпалеозойских форм превышает 3, чего почти не встречается у аммоноидей. Поскольку скорость расширения функционально связана с гидростатикой (Reyment, 1973, Saunders, Shapiro, 1986), эти различия, по нашему мнению, могут свидетельствовать о различиях в физиологии этих двух групп, связанных, в частности, со способами регулирования плавучести (Барков, 1999).

Приведем адаптивную оценку функциональных возможностей раковин, принадлежащих к различным модальным морфологическим областям аммоноидей и неаммоноидов. Последовательность изложения для неаммоноидов: сначала рассматриваются формы из областей 3N, 4N, 2N, так как именно типовые формы из этих областей были функционально исследованы Рейментом, а потом формы области 1N. Последовательность изложения для аммоноидей проведена по порядку обозначения областей: 1A...6A.

Неаммоидные нефалоподы. Необходимо отметить, что для палеозойских неаммоидов морфологические области 1N, 4N были представлены единичными родами. Для мезозойских родов наутилид, включая триасовых, эти области стали практически единственными.

Морфологическая область 3N (Рис. 2.10): эволютные раковины ($D = 0,4\text{--}0,7$) с малой скоростью возрастания оборотов ($W = 1,5\text{--}2,5$). Как показано Рейментом (Reyment, 1973), при длине жилой камеры менее одного оборота (Рис. 2. 9) такие формы обладают настолько большой плавучестью и настолько малой устойчивостью, что могут лишь плавать на поверхности воды в субгоризонтальном положении. Чтобы погрузиться в воду и занять вертикальное положение, им нужно иметь жилую камеру, занятую мягким телом, длиной более полутора оборотов или соответствующий объем жидкости в камерах фрагмокона. У представителей отряда Taphrycerida, большинство из которых входило в эту модальную морфологическую область, в отличие от аммоидей из этой области (см. ниже), жилая камера не превышала одного оборота. Кроме того, у них приустевая часть жилой камеры отгибалась (Trochoceras, Shumardoceras и др.) от последнего оборота и устье часто было суженным и даже почти закрытым (Ophioceras) (Рис.2.10). Из-за эволютности оборотов (высокие значения D) животное имело малую устойчивость, и длинное мягкое тело, при котором образование эффективного аппарата движения просто невозможно. Активность движения у таких форм была крайне малой. Указанные признаки свидетельствуют о том, что такие формы могли принадлежать только к планктону, по размерному классу – к мезопланктону. Высокий запас плавучести и высокие прочностные характеристики оборотов раковины, имеющих почти цилиндрическую форму, допускают возможность их существования в широком диапазоне глубин. Преимущественное прижизненное положение – гипостомное (устремлено вниз), о чем свидетельствует наличие суженного и закрытого устья.

Можно высказать определенные предположения и о трофических возможностях животных с такой формой раковины. Конструкция раковины не позволяет отнести их к

активным хищникам, преследующим добычу и, тем более, к стайным хищникам, которые могут питаться добычей, крупнее, чем они сами. Параметры мягкого тела, о которых можно судить по форме, размерам и объему жилой камеры, свидетельствуют о том, что их пищей были малоразмерные медленно плавающие организмы – микропланктон типа мелких ракообразных, то есть их можно рассматривать как планктоноядов, консументов второго или третьего уровня.

Определенную аналогию образу жизни животных с такой формой раковины могут представлять современные планктонные *Spirula*. Несмотря на то, что раковина спируллы внутренняя, она работает, как и у наружнораковинных, в качестве газово-жидкостного поплавка. Известно, что *Spirula* может совершать вертикальные миграции от поверхности до глубины в 1000 метров. Нет запретов к тому, чтобы предполагать сходный образ жизни и для ископаемых цефалопод с такой морфологией раковины.

Среди наутилоидей в эту морфологическую область входили в основном представители отряда *Taphrycerida*, в частности представители семейства *Trocholitidae*, существовавшие в ордовике - силуре и вымершие на рубеже силура и девона.

К этой области принадлежало около 10% всех неаммоидных палеозойских цефалопод, из них две трети существовало на протяжении ордовика и силура. В девоне неаммоидные цефалоподы из этой области практически исчезли, и их место заняли появившиеся аммоиды (в основном, клименииды). На протяжении позднего палеозоя в отряде *Nauilida*, появившемся в девоне одновременно с аммоидиями, такие формы были представлены всего 6 родами.

Морфологическая область 4N (Рис. 2.11): инволютные раковины ($D < 0,15$) с высокой скоростью возрастания оборотов ($W = 2,7 - 3,5$) Это пахиконовые формы, напоминающие наутилуса, с короткой жилой камерой и более или менее изометричным поперечным сечением ($S = 0.8 - 1.3$) – «наутилусовый» морфологический тип. *Nautilus pompilius* характеризуется параметрами: $W=3,4$, $D=0,01$, $S=1,05$, *Allonautilus* – $W=3,31$, $D= 0,01$, $S=1,12$. Судя по экспериментам Реймента, такие раковины имеют низкий запас

плавучести, что исключает возможность их постоянного пребывания в приповерхностной зоне пелагиали или крайне мелководных условиях. Благодаря инволютности, при которой мягкое тело объемлет поплавок-фрагмокон, они обладают высокой устойчивостью, так как центры тяжести и центры плавучести находятся практически в одной точке (у наутилуса центр плавучести располагается на 2 мм выше центра тяжести). Это позволяет животному находиться в состоянии безразличного равновесия, при котором ориентировка раковины в любом необходимом для жизнедеятельности положении не требует привлечения каких-либо механизмов ориентировки и стабилизации типа внутрисифонных отложений и др. Форма и объем жилой камеры свидетельствуют о наличии достаточно крупного мягкого тела с объемной мантийной полостью. Присутствие (в большинстве случаев) гипономического синуса – о развитом аппарате активного движения. Впрочем, конструкция раковины, обуславливающая безразличное равновесия животного, в то же время служит препятствием к долговременному быстрому движению, хотя допускает быстрые короткие броски. Все это известно по наблюдениям за образом жизни современного наутилуса и во многом является отражением конструкции раковины, накладывающей определенные ограничения на возможности жизненных адаптаций. По аналогии с современным наутилусом, ископаемые формы наутилоидей, близкие по форме раковины этой морфологической области, рассматриваются как относительно глубоководные придонные пелагические животные (бентопелагическая жизненная форма). По трофическим предпочтениям они могут принадлежать к обшаривателям, собирателям и трупоядам, не способным к активной охоте и активному хищничеству. Характерно, что у таких форм раковина не несет резкой скульптуры (Барсов, 1989, рис. 27, стр. 60).

В карбоне и в перми в этой области имелось несколько родов (Рис. 2. 11), которые имели дискоконовую раковину сжатую латерально. Мы полагаем, что такие формы были более маневренны, чем пахиконовые и субсфероконовые.

Область 4 впервые оформилась в карбоне, и в палеозое представлена всего 7-8 родами.

Начиная с триаса, такие формы, как и формы из области 5N, становятся единственным морфологическим типом среди наутилид.

Морфологическая область 2N (Рис.2.12): среднеинволютные (среднеэволютные) ($D=0,15 - 0,4$), с умеренной или высокой скоростью возрастания оборотов ($W=1,7 - 3,1$, среднее значение 2,5) раковины. Такие формы обладают «промежуточными» гидростатическими и гидродинамическими качествами между формами типа 3N и 1N. Они имели среднюю степень плавучести и были достаточно устойчивыми. Эта морфологическая область «неаммоноидных» цефалопод близка той, к которой относились большинство раковин мезозойских аммоноидей, но которая практически полностью отсутствовала у аммоноидей на протяжении большей части палеозоя. Такие формы не имеют аналогов среди современных представителей.

Попробуем оценить их функциональные и адаптивные возможности, обусловленные конструктивными разрешениями и запрещениями. Средняя скорость возрастания оборотов, в отличие от форм из области 3N, позволяет иметь большее разнообразие в строении и объеме жилой камеры и соответственно мягкого тела. Среди них есть представители как с длинной, так и с короткой жилой камерой.

Самой характерной особенностью этих форм является то, что не менее 90% их имеют хорошо развитую скульптуру. Среди инволютных форм областей 1N и 4N скульптированные формы являются редким исключением (Барсов, 1989, рис. 27 стр. 60). Наиболее распространенным типом скульптуры являются поперечные (радиальные) ребра и бугорки. Мнения о функциональном значении скульптуры весьма различны: от укрепления раковины для противодействия внешнему давлению или защиты от хищников (Ward, 1981) до половых различий и украшений, не несущих прямой адаптивной нагрузки. Возможно, все эти объяснения имеют смысл. В рассматриваемом здесь контексте обсуждения плавучести и устойчивости скульптура (и поперечная и продольная) трактуется как элемент стабилизации животного, способствующий поступательному

движению. Стабилизирующая роль продольной (спиральной) скульптуры на раковине – очевидна, поперечной – менее очевидна. Поперечные ребра, которые находятся в вертикальном положении, препятствуют раскачиванию раковины в передне-заднем направлении, ребра, находящиеся в горизонтальном положении, играют роль плоскостей, стабилизирующих раковину в боковом направлении.

Формы из области 2N по своим гидростатическим и гидродинамическим качествам, вытекающим из конструкции раковины, могли активно передвигаться (у представителей этого типа известны достаточно крупные отпечатки мускулов, что свидетельствует о способности создать сильный пропульсивный импульс) и были устойчивыми при движении. Несомненно, они были более пелагизированными и нектонизированными, чем другие формы. Тем не менее, наружная раковина, ее планосpirальная форма, по нашему мнению, не обеспечивают достаточной подвижности для того, чтобы относить их к нектону в том понимании, которое используется применительно к современным нектонным организмам. Можно полагать, что по конструкции раковины, формы из области 2N обладали большими адаптивными возможностями. В зависимости от степени развития мантийной полости, формы мягкого тела, формы поперечного сечения, они могли вести достаточно активный образ жизни в пелагиали, и мы их относим к нектобентосной жизненной форме. Вероятно, они были менее связаны с бенталью, чем бентопелагические формы из области 4N, и для них можно предполагать более широкий трофический спектр, с вероятной возможностью хищничества мелкой подвижной добычей.

Часть форм, входивших в эту область и имеющих высокие скорости возрастания оборотов и широкое поперечное сечение ($S < 0,8$), вероятно, могут быть отнесены к бентопелагической жизненной форме.

Около 18% всех неаммоидных цефалопод (отряд Nautilida) входило в эту морфологическую область, которую они заняли в карбоне, где были представлены 2/3 всех родов, в перми в этой области было 3 рода. Сокращение разнообразия среди

неаммоноидных цефалопод в этой области в пермское время может объясняться появлением цератитов, также занимавших эту морфологическую область.

Морфологическая область 1N (Рис. 2.13): инволютные ($D = 0 - 0,15$) раковины с умеренно и быстро возрастающими оборотами ($W = 1,7 - 2,7$). Крайне малочисленная группа палеозойских неаммоноидных цефалопод. Всего к этой области принадлежало два каменноугольных и три пермских рода. Морфологически эта группа очень близка с группой 1A аммоноидей, в составе которой в это время существовало более 150 родов с уплощенной латерально раковиной ($S > 1,3$). Эти формы обладали достаточно обширной жилой камерой, позволявшей разместить достаточно крупную мантийную полость и органы активного плавания, и могут рассматриваться как нектобентосные жизненные формы. Те, которые обладали изометричными пропорциями поперечного сечения ($S = 0.8 - 1$) возможно, принадлежали к бентопелагической жизненной форме, как и современный наутилус, но были более нектонизированными. По типу питания они были, скорее всего, более активными собирателями и могли охотиться на мало подвижную добычу среднего размера.

Крупные субсфероконовые ($S < 0,7$) формы с уплощенным дорсовентрально телом (permский *Permonautilus*, триасовый *Sibyllonutilus*) имеют более низкие гидродинамические, но высокие прочностные характеристики (Chamberlain, 1980, Киселев, 2006), чем наутилус. Аппарат активного движения был у них менее развит. Они рассматриваются как бентопелагические жизненные формы, возможно менее связанные с дном, чем современные *Nutilus*.

Приведенная типификация жизненных форм неаммоноидов была впервые предложена Барковым (1976, 1988, 1989), и перенесена на аммоноидей. При интерпретации анализировались, главным образом, параметры W и D . Различиям в параметре S , от которого сильно зависит форма мягкого тела и соответственно потенциальные возможности адаптаций к различному образу жизни, не было уделено достаточного внимания. Если это в какой-то мере оправдано для неаммоноидов, все

родовое разнообразие которых составляет около сотни родов, и разнообразие которых в форме поперечного сечения невелико: более 60% всех родов имеют близкое к изометричному сечение оборотов ($S=0,8-1,3$), около 25% - сжатые латерально (compressed) (S более 1,3) и менее 15% - сжатые дорсовентрально (depressed) (S менее 0,7). Для аммоидей, которые существенно более многочисленны (здесь анализируется более 600 родов) и обладают большими количественными и качественными вариациями поперечного сечения, такого подхода недостаточно. Кроме того, в указанных работах не была отмечена и объяснена существенная разница в положении морфологических пиков у аммоидей и неаммоидов, а это, как будет показано ниже, позволяет увидеть разнообразие строения раковины аммоидей в составе одной и той же морфологической области, которое позволяет относить их к разным жизненным формам.

Аммоидеи.

Морфологические поля свернутых раковин палеозойских аммоидей и неаммоидов в значительной мере перекрываются друг другом. Такое перекрытие свидетельствует о том, что приобретение одинаковой геометрии раковины совершенно разными и филогенетически независимыми крупными таксонами (более 10 отрядов) имеет, в основном, адаптивную приспособительную причину. Вместе с тем, предпочтаемые (модальные) области аммоидей и неаммоидов для одних и тех же временных интервалов имеют различающееся положение в общем морфологическом поле. Как указывалось выше, все модальные области аммоидей, совпадая с областями неаммоидов по параметру D (степени перекрытия оборотов), имеют меньшие значения параметра W. По данным Сондерса и др. (Saunders et al., 2004) и нашим у 72%, родов аммоидей значения параметра W менее 1,75, тогда как у неаммоидов таких родов меньше 10%. То есть, «типовые» аммоидеи в целом при тех же параметрах D (что, по нашему мнению, характеризует степень устойчивости) имеют медленнее возрастающие обороты. С точки зрения

гидростатики это свидетельствует о том, что аммоноидеи обладали более высокой плавучестью. Хотя среди них есть формы, морфологически абсолютно идентичные неаммоноидам. Поэтому аммоноидеи обладали большими возможностями управления плавучестью, и соответственно более совершенными механизмами наполнения и опорожнения камер фрагмокона. В частности, предполагается, что в этом процессе у аммоноидей участвовал не только механизм частного осмоса, как у наутилуса (Denton et al., 1961), но и капиллярность (Барсов, 1999).

Кроме того, аммоноидеи имеют в целом большее разнообразие пропорций жилой камеры и формы поперечного сечения оборотов. Так, среди неаммоноидов лишь 6 родов имеют узкие обороты стреловидного сечения с заостренным центральным килем, и отсутствуют кадиконовые и сфероконовые формы с параметрами S менее 0,5. Это свидетельствует о возможности более разнообразных адаптаций и соответственно о большем морфологическом разнообразии жизненных форм у аммоноидей, принадлежащих по рауповским параметрам к одной и той же модальной области.

Морфологическая область 1А (Рис. 2.14): инволютные ($D=0-1,5$) медленно расширяющиеся формы ($W=1-2,3$). На эту область приходится около 240 родов (37% от общего числа родов палеозойских аммоноидей).

Детальный анализ распределения параметров W и D показывает, что эта область распадается на две более или менее обособленные морфологические группировки. Первая из них (морфологическая группа 1A') охватывает область наиболее низких значений W: $W < 1,7$. Вторая (морфологическая группа 1A), в которую входит большинство форм из этой области, характеризуется значениями W около $1,7 - 2,3$, со средним значением $W=2,0$. Рассмотрим более детально каждую из этих морфогрупп.

Морфогруппа 1A' (Рис. 2.14): Инволютные, узкоумбиликальные раковины ($D \sim 0.01 - 0.15$) с самой низкой скоростью возрастания оборотов ($W < 1,7$) среди свернутых

форм. Очень низкие в сечении обороты и их почти полное перекрытие сильно меняют форму жилой камеры и, соответственно, мягкого тела, которое приобретает уплощенную U или V – образную форму. Для животного с такой раковиной исключено сколько-нибудь быстрое движение, и возможность значительных вертикальных миграций, высокая устойчивость позволяет существовать в зоне волнового движения. Наиболее вероятной, если не единственной возможной, зоной обитания для них является верхняя пелагиаль. Подтверждением тому является появление в этой морфогруппе форм с вздутыми, шарообразными камерами (*Epiwocklumeria*, *Parawoocklumeria*), со специфическими пережимами (*Prolobites*, *Renites*) и, как правило, мелких размеров. Этот инволютный морфотип мы относим к планктонной жизненной форме, по принятой в работе классификации он обозначается как «планктон 2». Среди представителей морфогруппы 1A' присутствуют формы с различным по пропорциям и форме поперечным сечением оборотов. (Рис. 2.14), но преобладают пахиконовые и субдисконоевые раковины с изометричным сечением $S = 0,8 - 1,3$ (около 58.7% от общего числа родов в морфогруппе), присутствуют и субсфероконовые и сфероконовые формы (24.6%). Число последних постепенно возрастает на протяжении палеозоя, достигая своего максимума во второй половине карбона. Дисконоевые формы редки, их число прогрессивно уменьшается на протяжении палеозоя.

В целом число планктонных форм этого морфологического типа в палеозое составляло – 10.3% от всего разнообразия цефалопод, большинство их относится к отряду Goniatitida. Максимальное таксономическое разнообразие отмечается в каменноугольное время.

Морфогруппа 1A (Рис. 2.14). Эта морфогруппа богаче по числу родов (26.7% от общего числа). Раковины с параметрами $W= 1.71 - 2,3$, $D \leq 0.15$ имеют в целом те же характеристики, как и формы из неаммоноидной области 1N. При изометричных пропорциях поперечного сечения ($S = 0.8 - 1.3$) и значениях $W = 1,71 - 2,3$

головоногие обладали жилой камерой, позволяющей разместить достаточно развитые органы активного плавания. Это дает возможность рассматривать их как более активных животных и относить не к планктону, а к нектобентосной жизненной форме. С большой долей вероятности к нектобентосной жизненной форме также могут быть отнесены раковины уплощенные в латеральном направлении ($S>1,3$).

Крупные (диаметром более 3-5 см) сфероконовые (с параметрами S менее 0,8) формы из области 1А и 1А' с уплощенным дорсовентрально телом характеризовались низкими гидродинамическими и высокими прочностными показателями (Chamberlain, 1981, Киселев, 2006). Трудно предположить, что они обладали развитым органом активного плавания, поэтому мы относим их к бентопелагическим жизненным формам, населявшим относительно глубоководные придонные слои, но, в отличие от бентопелагических форм наутилусового типа (морфологическая область 4N), менее связанные с дном. По типу питания они, скорее всего, были сходны с современным наутилусом.

Морфологическая область 2А (Рис. 2.15): полуинволютные и полуэволютные ($D = 0,15 - 0,35$) медленно возрастающие ($W \leq 2,1$) формы. Эта модальная область характерна только для аммоноидей. Большинство родов (97 из 125, входящих в эту морфологическую группу) имеют значение $W \leq 1,7$. При столь низких скоростях возрастания оборотов животные имели длинное мягкое тело и очень низкое сечение оборотов, что исключает возможность развития аппарата активного плавания. Такие формы рассматриваются как планктонные (по принятой здесь классификации «планктон 1»), однако некоторые из них с параметрами $W \sim 2$, $S \leq 0,8$, имеющие крупные размеры, как и аналогичные формы из области 1А, возможно, принадлежат к типу бентопелагических жизненных форм. (Рис. 2.15). Предположительно, животные с подобной раковиной вели малоподвижный образ жизни в придонных слоях воды, по типу питания – микрофаги, падаляяды или хищники на мелкую добычу.

Незначительное число дискоконовых и оксиконовых форм из этой области, имеющие более высокую скорость возрастания оборотов ($W \sim 2$), могут рассматриваться как нектобентосные.

Эта модальная область (2А) впервые появилась в среднем девоне. К концу перми такие формы практически исчезли. Для многих видов, входивших в рассматриваемую морфологическую область, характерна хорошо развитая и разнообразная скульптура, представленная поперечными ребрами, бугорками, складками, продольными лирами или сочетанием этих типов скульптуры. Преобладают формы с уплощенными в дорсо-центральном направлении ($S < 0,7$) оборотами, пахиконовые, субсфероконовые, кадиконовые (60% родов), а также субдисконоевые формы со значением $S \sim 1$ (24% родов). При этом число пахиконовых и субкадиконовых форм возрастает на протяжении палеозоя.

Морфологическая область 3А (Рис. 2.16): эволютные ($D = 0,4 - 0,7$) раковины с малой скоростью возрастания оборотов ($W = 1,3 - 2,3$). Эта область практически совпадает с неаммоидной областью 3N, хотя в строении раковины между этими группами имеются различия. Существенным отличием аммоидей от неаммоидов этой области, было наличие значительно более длинной жилой камерой и, соответственно, червеобразного мягкого тела с длинной узкой мантийной полостью, что полностью исключает развитие сколько-нибудь функционального аппарата активного плавания. Среди неаммоидов, принадлежавших к этой области, неизвестны формы с жилой камерой длиннее одного оборота. С точки зрения гидростатики, строение аммоидей более рационально: жилая камера длиною в полтора оборота и более, занятая мягким телом, позволяет животным занимать вертикальное положение в воде без дополнительного утяжеления камер фрагмокона. В случае неаммоидных цефалопод для этого нужно было заполнить жидкостью камеры фрагмокона на протяжении более оборота.

Неаммоидные цефалоподы (3N) и аммоиды из морфологической области 3A отличаются также пропорциями и формой поперечного сечения. Среди неаммоидов практически отсутствуют представители с низкими оборотами, которые были распространены среди аммоидей, особенно в конце палеозоя, в позднем карбоне и перми. В целом эволюционные аммоиды этой морфологической области, как и неаммоиды, принадлежат к планктонной жизненной форме («планктон 1»), что в частности, подтверждается их массовыми находками в различных фациях, от глубоководных до относительно мелководных.

Морфологическая область 4A (Рис. 2.17): инволютные ($D \leq 0,15$) формы с быстро возрастающими оборотами ($W = 2,3 - 3,3$ в среднем $2,5 - 2,8$). Близкую геометрию раковины имеют неаммоиды из области 4N, но для аммоидей характерно более медленное возрастание оборотов, что позволяет иметь более высокий запас плавучести, по сравнению с современным наутилусом и вместе с тем сохранять высокую устойчивость. В пределах этой области выделяются два основных типа раковин. Дискоконовые и пахиконовые, имеющие изометрическое сечение оборотов ($S = 0,8 - 1,3$) и уплощенные латерально: оксиконовые или платиконовые (медликоттииды и др.). У большинства форм хорошо выражен мантийный синус, а у некоторых видов (Pinoceras и др.) присутствуют такие специфические черты, как известковая пробка, закрывающая умбилик, способствующие увеличению устойчивости и обтекаемости раковины (Korn, Klug, 2002).

При $S \sim 1$ объем жилой камеры достаточно велик для размещения органов активного плавания (вороны и мускулатуры), кроме этого, общая форма раковины является благоприятной для активного передвижения (Chamberlain, 1981). Раковины с подобной геометрией могут быть отнесены к нектобентосной жизненной форме. По типу питания - возможные собиратели и хищники на малоподвижную и относительно крупную добычу (многие виды обладают крупной раковиной диаметром более 100 мм).

При $S > 1,3$ тело животного оказывается сжатым в латеральном направлении. Такая форма тела не предполагает хорошо развитого аппарата активного плавания, способного генерировать длительное поступательное движение. Животные с подобной формой раковины не могли быстро плавать, но были весьма маневренны. них часто весьма сложной лопастной линии (медликоттии и др.), т.е. большой площади перегородок, выстланных органическими мембранами, способными впитывать значительное количество утяжеляющей жидкости, также может указывать на возможность быстро изменять плавучесть (Барков, 1999). Мы рассматриваем представителей этой морфологической области в качестве нектобентосной жизненной формы.

Формы из этой морфологической области известны со среднего девона на протяжении всего палеозоя. Их разнообразие постоянно оставалось невысоким (около 6 - 7% от всего общего числа аммоноидей) и несколько возрастало в конце девона (клименииды) и в перми (медликоттииды). Их характерной особенностью является наличие весьма сложной лопастной линии у оксиконовых и платиконовых форм. Количество последних увеличилось в конце палеозоя.

Морфологическая область 5А (рис. 2.18) – умеренно инволютные раковины с быстро возрастающими оборотами. В эту область попадают формы с параметрами $W = 2,1 - 3,1$, $D = 0,15 - 0,25$. Всего 5 % от общего числа родов в палеозое, максимум родового разнообразия приходится на средний девон. Раковины из области 5А обладают высокой устойчивостью и хорошей плавучестью, сохраняя при этом достаточно большой объем жилой камеры, позволяющий предположить наличие развитых органов активного плавания.

По форме поперечного сечения в этой морфологической области также выделяются 2 морфотипа: дисконоевые и пахиконовые формы с $S = 0.8 - 1.3$ и платиконовые или оксиконовые с $S > 1,3$. Последние по числу родов занимают в этой морфогруппе доминирующее положение, начиная с карбона. Аммоноидеи с такой

формой раковины так же, как представители морфологической области 4А, относятся нами к нектобентосной жизненной форме.

Морфологическая область 6А (Рис 2.18) – умеренно эволютивные формы с быстро возрастающими оборотами. Значения параметров составляют $W = 2,0 - 3,1$; $D = 0,25 - 0,4$. Эти показатели характерны для морфологической области 2N неаммоидных цефалопод, и по аналогии с ними мы можем рассматривать формы с подобными характеристиками раковины как нектобентосные.

Большинство раковин палеозойских аммоидей, входивших в эту область, имеет уплощенное латерально сечение оборотов ($S > 1,3$), в отличие от наутилоидей, для которых наиболее характерны изометричные ($S = 0,8 - 1,3$) или дорсо-вентрально уплощенные ($S < 0,8$) обороты.

Аммоидеи с «наутилосовыми» значениями $S < 0,8$ образовывали немногочисленную группу и относятся к бентопелагической жизненной форме (Рис 2.18).

В целом, число родов в области 6А было невелико (5 – 6% от общего числа палеозойских родов). В отличие от наутилоидей, для которых в карбоне в этой области отмечается максимальное таксономическое разнообразие, у аммоидей на протяжении большей части палеозоя в область 6А входили единичные рода отрядов Prolecanitida, Goniatitida, Anarcestida. Морфологическая область 6А четко обособляется лишь в конце перми, преимущественно за счет развития представителей отряда Ceratitida.

Кроме этого, имеется небольшое число аммоидей, не попадающих в выделенные морфологические области. Для них характерны очень высокие скорости возрастания оборотов $W = 3,3 - 4,97$ и узкий или средний умбилик ($D = 0,01 - 0,3$), это, главным образом, девонские роды и виды (Parentites, Kimoceras, Celaeceras, отр. Anarcestida). Большинство из них по параметрам раковины характеризует

морфогруппу 4N наутилоидей и может быть отнесено к бентопелагической жизненной форме (наутилусовый тип), также как и наутилоидей из группы 4N (Рис. 2.19).

2.7. Жизненные формы цефалопод с планоспиральной раковиной с несоприкасающимися оборотами

К этой морфологической группе относятся представители с планоспиральными раковинами, последний, наружный, оборот у которых не соприкасается с предыдущими. Такие формы немногочисленны (всего менее 20 родов) и известны в пяти отрядах:

Отряд Наутилида: Couteauoceras (C₁), Rineceras (C₁), Homaloceras (D₂), Halloceras (D₁), Goldringia (D₂), Pleuronoceras (D₂).

Отряд Баррандеоцерида: Bickmorites (O₂-S), Gasconsoceras (S₂), Wilsonoceras (O₃), Cumingsoceras (S₂)

Отряд Тарфицерида: Tragoceras (O₁), Tallinoceras (O₁), Alaskoceras (O₁), Aphetoceras (O₁).

Отряд Онкоцерида: Gyronaediceras (D₃),

Отряд Анарцестида: Anetoceras (D₁), Erbenoceras (D₁), Paleogoniatites (D₁)

Почти все они имеют медленно расширяющуюся раковину с короткой относительно длины фрагмокона жилой камерой, что свидетельствует о большом запасе плавучести и малой устойчивости. Как приспособление к большей устойчивости можно рассматривать развитие у большей части родов поперечной скульптуры. Поперечное сечение округлое с отношением диаметров около единицы. Такая конструкция раковины практически исключает возможности развития эффективного аппарата активного плавания и допускает лишь пассивное существование в пелагиали на глубинах, куда не достигает действие волн. Таким образом, мы рассматриваем представителей этой морфологической группы как планктонную жизненную форму. Некоторые формы, характеризующиеся быстро расширяющейся раковиной, как Gasconsoceras и Cumingsoceras (Barrandeocerida),

обладавшие меньшим запасом плавучести, могут принадлежать к относительно глубоководным малоподвижным бентопелагическим формам (Рис. 2.20).

2.8. Жизненные формы цефалопод со спирально-конической раковиной (Рис. 2.21)

Формы со спирально-конической (тортиконовой и трохоидной) раковиной немногочисленны среди палеозойских неаммоидных цефалопод. Всего известно около 15 родов в трех отрядах: *Oncocerida* (6 родов), *Barrandeocerida* (6 родов) и *Nautilida* (2 рода). Среди палеозойских аммоидей такие формы неизвестны. Выделяются два морфологических типа: с завитком, не выступающим над последним оборотом и выступающим. Характерной особенностью всех форм является короткая относительно фрагмокона жилая камера, что с точки зрения гидростатики, свидетельствует о высокой плавучести. Те из них, которые обладают не выступающим завитком, по рауповским параметрам W, D, S могут принадлежать к группам 3N, 2N. Формы с медленно возрастающими оборотами, такие как рода *Trochoceras* Barrande (*Nautilida*), *Peismoceras* Hyatt, *Catyterhoceras* Foerste, обладающие высокой плавучестью, рассматриваются как планктонная жизненная форма. Об этом свидетельствует, в частности, также наличие суженного устья у последнего рода. Более быстро возрастающие формы *Naediceras* Hyatt, (*Oncocerida*), *Hercoceras* Barrande (*Nautilida*) могут принадлежать к нектобентосной жизненной форме.

Асимметрия в расположении внутренних оборотов у представителей с трохоидной и тортиконовой раковиной имеет некоторое «положительное» функциональное значение. Перераспределение жидкости в несимметрично расположенных камерах фрагмокона позволяет ориентировать и стабилизировать раковину не только в вертикальном, но и наклонном положении в воде.

Формы, обладающие раковиной с выступающим завитком (рода *Mitroceras* Hyatt, *Foersteoceras* Ruedemann, *Lorieroceras* Foerste - *Oncocerida*), своим обликом очень напоминают гастropод. Наличие фрагмокона, обеспечивающего большую плавучесть,

позволяет рассматривать таких представителей как бентосные или бентопелагические жизненные формы, способные медленно передвигаться вблизи дна.

2.9. Жизненные формы цефалопод с гетероморфной раковиной

К этой группе относятся представители, у которых на протяжении онтогенеза существенно меняется форма раковины. В некоторых случаях, это приводит к существенному изменению образа жизни. Так, практически большинство аммоноидей на ранней послеличиночной стадии, несомненно, принадлежат к планктонной жизненной форме, хотя впоследствии, как это показано выше могут вести весьма различный образ жизни. Точно также, большинство каменноугольных наутилид на послеличиночной стадии обладали согнутой циртоцераконовой раковиной и могут рассматриваться как бентопелагическая жизненная форма, тогда как на взрослых стадиях их образ жизни существенно менялся. В этом разделе рассматриваются те формы, у которых морфология раковины менялась на протяжении взрослых стадий индивидуального развития. В палеозое такие формы характерны для представителей отрядов Литутида и Аскоцерида, для которых эта особенность является одной из характерных черт их архетипа. Лишь единичные роды других отрядов можно отнести к этому морфологическому типу.

Отряд Lituitida (Рис. 2.22). У представителей этого отряда начальная часть раковины планосpirальная с соприкасающимися или не соприкасающимися оборотами, а далее раковина становится прямой. У одного из родов (*Rhynchorthoceras* Remele, 1881) начальная часть циртоконовая. Характерной особенностью всех форм является чрезвычайно короткая жилая камера и очень длинный фрагмокон. Это предполагает большой запас плавучести, что является одним из критериев планктонной жизненной формы. Об этом также может свидетельствовать наличие у некоторых из них суженного, почти закрытого устья (род *Lituites*). Однако основная часть раковины - длинная и прямая. Свернутая часть очень мала. В камерах

фрагмокона развиты достаточно массивные камерные отложения. Это свидетельствует о том, что животное занимало при жизни положение с горизонтальной ориентировкой продольной оси тела, что предполагает возможность достаточно активного передвижения. Изометричные пропорции мягкого тела и достаточно крупные размеры также допускают развитие аппарата активного движения и питания относительно крупной добычей. Поэтому мы относим этих представителей к нектобентосной жизненной форме. На ранних стадиях онтогенеза они, по-видимому, обитали в пелагиали и были менее связаны с дном.

Отряд Ascocerida (Рис. 2.23). Существенные изменения морфологии раковины в процессе онтогенеза также являются основой архетипа этого отряда. В составе отряда выделяются две группы родов, родственные связи между которыми не установлены. Одна – средне-позднеордовикская, другая позднесилурийская. Для последней группы известно, что на ранней стадии развития они обладали слабо согнутой или прямой раковиной с нормально развитым орто- или циртохоанитовым сифоном. На последующей, взрослой, стадии раковина приобретала сосисковидный облик, камеры фрагмокона образовывались только на дорсальной стороне, теряли сифон и соответственно возможность изменять плавучесть животного, служа лишь пассивным поплавком (Рис. 2.23а). Конструкция взрослых раковин силурийских аскоцерид с дорсальным расположением поплавка, который ориентировал животное постоянно в горизонтальном положении, аналогично тому, как у современных сепий, и достаточно объемная жилая камера, допускающая развитие активного движителя, позволяют относить их к нектобентосной жизненной форме.

Ордовикские представители (Рис. 2.23б) известны только по взрослым стадиям, раковина которых имеет яйцевидную форму. Камеры фрагмокона также располагались только на дорсальной стороне и не имели связи с мягким телом, что не позволяло животному активно менять плавучесть. Они играли роль пассивного поплавка и ориентировали продольную ось раковины наклонно. Весьма сильно

измененная форма жилой камеры (и мягкого тела) не позволяют предполагать развития у этих форм активного движителя. Это, как и наличие суженного устья, свидетельствуют о принадлежности их к планктонной жизненной форме.

Глава 3. Экологическая специализация и экогенез палеозойских цефалопод

3.1. Экологическая структура современного таксоцена цефалопод

Распространенные представления о современных цефалоподах, как о преимущественно активных пелагических хищниках, составляющих конкуренцию пелагическим рыбам, далеко не полностью соответствует действительности (таблица 3.1), и это тем более несправедливо по отношению к ископаемым. Хотя до сих пор в

Таблица 3.1. Экологическая структура таксоцена современных цефалопод (по Несис, 1975)

Таксоны	Числ о родо в	Жизненные формы				
		Бентосн ая	Бентопелагическ ая	Нектобентос ная	Нектонна я	Планктонна я
Octopoda	42	22(50%)	6(15%)	-	-	14(35%)
Sepiida	21	-	1(5%)	18(85%)	1(5%)	1(5%)
Teuthidae	Myopsid a	84	-	-	-	42(50%)
	Oegopsida	10	1(10%)	-	9(90%)	-
Всего	157	23(16%)	7(5%)	27(19%)	43(25%)	57(35%)

учебниках и даже научных работах бытует превратное представление об аммонитах как активных нектонных хищниках (см. главу 2). Обзор существующих представлений об образе жизни аммоноидей приведен в работе А. А. Шевырева (Shevyrev, 2005). Приуроченность неаммоноидных цефалопод палеозоя к различным адаптивным зонам рассматривалась в упомянутой работе Барскова (1989).

Из представленных данных следует, что лишь четверть современных цефалопод принадлежит к активным пелагическим нектонным животным. Такая экологическая структура (рис. 3.1; рис. 3.2) сообщества цефалопод сложилась в постпалеозойское время, и ее формирование связано с появлением и экспансией внутреннераковинных. В палеозое, на протяжении которого эта группа практически не известна, экологическая структура таксоцена была иной и менялась с течением времени.

Тем не менее, на некоторых отрезках геологического времени структура цефалопод напоминала современную, по соотношению придонных (бентосных и/или бентопелагических) и свободных пелагических форм (планктонных и нектобентосных), о чем подробнее будет сказано при обсуждении экологической структуры таксоцена цефалопод по отдельным отрезкам геологического времени.

Ниже рассматриваются особенности экологической специализации (экологической структуры) отрядов палеозойских наружнораковинных цефалопод и ее изменение во времени (экогенез). Суммарное число родов в экологической классификации может превышать число описанных таксономических родов в отряде, так как виды в составе одного рода могут принадлежать к разным жизненным формам, а для некоторых древних форм сложно однозначно определить их экологическую принадлежность. В этих случаях, род считается принадлежащим к двум жизненным формам. Число родов может быть и меньше, чем в таксономической классификации, т.к. недостаточная сохранность некоторых из них не позволяет оценить их принадлежность к определенной жизненной форме.

3.2. Экологическая структура палеозойских цефалопод

В этом разделе приведены и обсуждаются результаты изучения экологической специализации палеозойских цефалопод по отдельным отрядам, на основе критериев выделения жизненных форм, приведенных в главе 2, прослеживаются изменения в экологической структуре отрядов (их экогенез) на разных отрезках геологического времени, обсуждаются возможные причины этих изменений.

3.2.1. Отряд Ellesmerocerida

Древнейший отряд, от которого происходят почти все палеозойские цефалоподы, за исключением наутилид, аскоцерид, бактритид и аммоноидей. Как уже указывалось в главе 1, экологической основой происхождения цефалопод, связанной с формированием газово-жидкостного поплавка, является адаптация к пелагическому существованию, не прерывая, однако, первоначально тесной связи с дном. Поэтому исходной жизненной формой эллесмероцерид, и цефалопод вообще, была, несомненно, бентопелагическая. Уже в позднем кембрии некоторые представители приобрели признаки, свидетельствующие о возможности более активного передвижения в толще воды и об их принадлежности к нектобентосной жизненной форме. В раннем ордовике эллесмероцериды достигли наибольшего таксономического (более 50 родов) и экологического разнообразия, что свидетельствует о приспособлении к различным средам обитания, об освоении (с разным успехом) всех адаптивных зон моря. К концу раннего ордовика среди них присутствовали все жизненные формы (рис. 3.3). Характерно, что, с одной стороны, сформировалась планктонная жизненная форма, а с другой – бентосная. Резкое сокращение таксономического разнообразия (до семи родов) эллесмероцерид в среднем ордовике, несомненно, связано с конкурентным вытеснением появившимися их потомками – шестью новыми отрядами и тремя, возникшими в конце раннего ордовика. Единичные роды эллесмероцерид сохранили свое присутствие во всех адаптивных зонах. В позднем ордовике они были представлены лишь по одному роду бентосной, бентопелагической и нектобентосной жизненных форм. Общая экологическая структура отряда в целом представлена на рис.3.3а.

В начале среднего ордовика новые отряды унаследовали свою экологическую специализацию от предковых семейств эллесмероцерид. Бентопелагическая специализация семейства Plectronoceratidae отчетливо проявляется на начальных этапах эволюции у их потомков – отряда Discosorida. Тенденция к

нектонизации, выраженная в отрядах Orthocerida и Pseudorthocerida, унаследована от исходного для них семейства Baltoceratidae.

3.2.2. Отряд Endocerida.

Отряд, близкий морфологически к эллесмероцеридам. Эндоцериды происходят от ранних форм семейства Bassleroceratidae. Приобретение большей плавучести, обусловленное большей длиной камер фрагмокона, в значительной степени тормозилось сохранением примитивного состояния сифона, выражавшимся в его большой ширине (достигавшей иногда более половины диаметра раковины) и в заполнении его апикальных частей внутрисифонными отложениями – эндоконами. Последняя особенность, однако, способствовала управлению ориентированным положением. Формы с прямой раковиной, могли, таким образом, занимать положение с горизонтальным положением продольной оси тела и воронки, что обеспечивало их большую активность. Представители с относительно короткоконической и кольчатой раковиной рассматриваются как бентопелагическая жизненная форма. Гигантские формы, достигавшие 4 м длины и нескольких тонн весом, отнесены к бентосу. Более половины всех эндоцерид, обладавшие относительно длинноконической раковиной и небольшими размерами, - нектобентосные. Среди эндоцерид отсутствуют формы, которые по конструктивным особенностям раковины могли бы быть отнесены к планктону. Общая экологическая структура таксоцена эндоцерид представлена на рис. 3.4а. В экологическом отношении снижение таксономического разнообразия в среднем и позднем ордовике (Рис.3.4б) происходило при уменьшении доли нектобентосных форм и увеличения - бентопелагических и бентосных (Рис. 3.4в).

3.2.3. Отряд Actinocerida.

Несмотря на значительное таксономическое разнообразие (около 50 родов 10-11 семейств) в морфологическом отношении актиноцериды наиболее гомогенный отряд цефалопод. Представители лишь двух родов имеют согнутую экзогастрическую раковину, одного – кольчатую скульптуру. Систематическими признаками, по которым выделяются

роды и семейства, являются вариации в строении сифона. Эти признаки практически не влияют на адаптивные возможности животного. Наличие краевого сифона, заполнявшегося отложениями в апикальных частях, однозначно указывает на горизонтальное прижизненное положение. Крупные размеры, дорсовентрально сжатое сечение раковины, часто с уплощенной вентральной стороной (рода *Kochoceras*, *Selkirkoceras*, многие виды *Actinoceras* и др.), - все это приспособления к придонному существованию (рис. 3.5). Яркими примерами бентосных форм являются рода *Gonioceras*, *Lambeoceras*, с уплощенной раковиной линзовидного сечения. Такие формы по образу жизни напоминали современных малоподвижных сепиид.

Более подвижный образ жизни можно предполагать для актиноцерид, обладавших относительно тонким сифоном и раковиной круглого или латерально сжатого сечения (*Ormoceras*, *Sactoceras*, *Elrodoceras* из раннего палеозоя, каменноугольные *Loxoceras*). Их можно рассматривать как представителей нектобентосной жизненной формы.

Уникальным феноменом среди всех известных цефалопод с ортоцераконовой раковиной являются роды *Ellinoceras* и *Magadanoceras* со складчатой перегородкой. Если полагать, что одной из функций складчатой перегородки была необходимость противостоять наружному давлению, то это свидетельствует о том, что такие формы вели образ жизни, связанный с достаточно быстрыми и активными вертикальными перемещениями. Скорее всего, это были активно передвигавшиеся животные с большим диапазоном вертикальных и горизонтальных миграций, подобно некоторым современным неритическим кальмарам.

Лишь немногочисленные актиноцериды с наиболее короткоконической раковиной (угол расширения более 15°) могут быть отнесены к бентопелагической жизненной форме. Наиболее нектонизированные формы (средне-позднеордовикский *Troedssonoceras* с продольно-ребристой раковиной и каменноугольный *Loxoceras* (*L. sagitta*)) обладали субцилиндрической раковиной и узким краевым сифоном.

Большинство актиноцерид имело крупные начальные части раковины с конической первой камерой, что предполагает наличие крупных донных яиц и свидетельствует о том, что они размножались на дне, и настоящих планктонных форм, как это понимается в современной экологии, у них не было ни на одном из этапов онтогенеза.

Единственный раннеордовикский род *Polydesmia* с широким краевым сифоном рассматривается как бентосный. В среднем ордовике при максимальном таксономическом разнообразии преобладали нектобентосные формы. Снижение разнообразия до девона происходило за счет относительного уменьшения в таксоцене нектобентосных форм, но именно они в количестве одного-двух родов, сохранились в девоне и карбоне. Незначительное увеличение разнообразия в миссисипии (до 5-6 родов) привело к появлению среди актиноцерид видов с короткоконической раковиной, которые рассматриваются как бентопелагические, и очень крупных представителей (*Rayonoceras giganteum*), которые возможно были бентосными (рис.3.5).

3.2.4. Отряд Orthocerida.

Основные морфологические черты ортоцерид: длинноконическая ортоцераконовая раковина, относительно узкий сифон, большая высота камер – особенности, которые свидетельствуют об увеличении плавучести и приспособлении к свободному, не связанному с дном, образу жизни. Большой запас плавучести и наличие камерных отложений, облегчающих ориентировку и ее регулирование в горизонтальном положении, являются адаптациями к увеличению активности движения и в горизонтальном, и в вертикальном направлении. Строение начальных частей раковины с небольшой субсферической первой камерой (протоконхом) и особенности структуры ее стенки предполагают наличие мелких и многочисленных, возможно, пелагических яиц, что может быть свидетельством неполного внутрияйцевого развития и существования планктонной личинки.

Около трех четвертей родов ортоцерид были нектобентосными формами (Рис.3.6 а). Способность к деколляции апикальной части раковины у специфического рода

Sphooceras способствовала более активному плаванию. Представители таких родов как *Kionoceras*, *Polygrammoceras* с раковиной круглого или латерально сжатого сечения, длинными камерами и хорошо развитыми камерными отложениями и с продольной скульптурой, были, вероятно, более активными пловцами, напоминавшими современных неритических кальмаров.

К бентопелагической жизненной форме причислены относительно ширококонические представители суженным устьем (*Whitefieldoceras*, *Whiteavesites*, *Clinoceras* из ордовика, силурийские *Paraphragmitidae* с экзогастрически согнутой кольчатой раковиной и суженным устьем, а также позднепалеозойский *Brachycycloceras*). В качестве планктонных форм рассматриваются некоторые представители с кольчатой раковиной (*Leurocycloceras*, *Metaspuroceras*) и те, которые имеют мелкие размеры и у которых отсутствуют или слабо развиты камерные отложения.

Более половины родов ортоцерид существовали на протяжении среднего ордовика – силура. В это время они были наиболее разнообразными и экологически. С позднего девона в составе ортоцерид сохранилось 3-4 долгоживущих рода, принадлежавших в основном к нектобентосной жизненной форме (рис.3.6).

3.2.5. Отряд *Pseudorthocerida*.

Коренным отличием архетипа псевдортокерид от ортоцерид является присутствие у них внутрисифонных отложений и конической начальной камеры. Первое свидетельствует о том, что псевдортокериды изначально имели возможность более тонко контролировать ориентированное положение с горизонтальным положением продольной оси тела, второе - о том, что они имели донные яйца и прямое развитие. Хотя в самом конце своего исторического развития, они, возможно, имели и пелагическую личинку (пермские рода *Shikhanoceras*, *Simorthoceras*). Весьма характерно, что, появившись одновременно и имея в целом для отрядов близкое соотношение жизненных форм (рис. 3.6 и рис. 3.7), ортоцериды и псевдортокериды существенно различаются как по динамике

таксономического разнообразия, так и по изменению во времени экологической структуры их таксоценов. У ортоцерид максимум разнообразия приходится на средний ордовик-силур, тогда как у псевдортогоцерид – на вторую половину девона и ранний карбон, когда в составе ортоцерид существовало менее десятка родов. В ордовике среди ортоцерид имелись все жизненные формы, включая бентопелагическую и планктонную, тогда как псевдортогоцериды были представлены лишь нектобентосной. Бентопелагическая жизненная форма у псевдортогоцерид получила распространение лишь в девоне, а планктон в этом отряде появился лишь в перми (сравни Рис. 3.6 б, в и рис. 3.7 б, в). Все это свидетельствует о том, что представители этих двух близких отрядов находились в конкурентных отношениях, что служит дополнительным подтверждением их самостоятельности.

3.2.6. Отряд *Tarphycerida*.

Как упоминалось в главе 1, в архетеипе впервые проявились тенденция к свертыванию раковины в плоскую спираль. Две основные особенности отличают тарфицерид от представителей других отрядов с планосpirальной раковиной. Офиоконовая раковина с едва соприкасающимися оборотами и очень короткая, по сравнению с морфологически близкими раковинами других отрядов. Кроме того, у большинства форм жилая камера отходила от последнего оборота, а устье сомкнутое или даже закрытое. Эти признаки свидетельствуют о высокой плавучести и о преимущественно гипостомном положении животного при жизни. Наиболее разнообразными и таксономически и экологически тарфицериды были в раннем ордовике, где они впервые сформировали настоящую планктонную жизненную форму, которая составляет большую часть таксоцена тарфицерид (рис. 3.8 а). Представители с более инволютной раковиной рассматриваются как бентопелагическая, а с дисковидной – как нектобентосная жизненные формы. Сокращение числа родов в среднем ордовике – силуре затронуло бентопелагических представителей, при сохранении пропорций планктонных и

нектобентосных форм (рис. 3.8 б, в). Как увидим далее, уже со среднего ордовика область бентопелагических форм со свернутой раковиной заняли баррандеоцериды.

3.2.7. Отряд *Lituitida*.

Очень небольшой отряд (менее 10 родов), существовавший только в ордовике (рис. 3.9). Раковина гетероморфная: начальная часть свернутая планоспиральная в 1.5-2 оборота, большая часть – прямая, жилая камера короткая, у некоторых форм устье суженное с лопастями. Такие среднеордовикские литуитиды (3 рода) отнесены к планктону. Другие, имеющие открытое устье, рассматриваются в качестве нектобентосной жизненной формы. В становлении этого отряда произошел как бы отказ от тех преимуществ, которые давало сворачивание раковины, в смысле облегчения ориентировки в воде без привлечения дополнительных механизмов. Образование же вторично прямой раковины, потребовало и формирования таких механизмов в виде камерных отложений на вентральной стороне.

3.2.8. Отряд *Barrandeocerida*.

Отряд, характеризующийся свернутой раковиной, как и тарфицериды. Некоторыми исследователями включается в состав последнего. Как было показано в гл. 1, их планы строения имеют отличия, связанные со способами поддержания плавучести. Баррандеоцериды обладают более продвинутым способом обмена между сифоном и камерами (тонкие соединительные кольца) и изначально значительно большим углом расширения раковины, а у свернутых форм – большей скоростью расширения оборотов. Эти конструктивные особенности существенно повлияли на различия в экологической структуре отрядов и в ее изменениях во времени (Ср. рис. 3.10. и 3.8). Около половины баррандеоцерид принадлежали к бентопелагической жизненной форме и почти столько же – к планктонной. Лишь один род в раннем девоне (*Sphyradoceras* с трохоидной гастроподообразной раковиной) отнесен к бентосной, и один силурийский род (*Jolietoceras* с гетероморфной раковиной, имитирующей строение раннеордовикских литуитид)) рассматривается в качестве нектобентосной жизненной формы. Появившись в среднем

ордовике, баррандеоцериды полностью вытеснили тарфицерид из бентопелагических местообитаний. Максимального таксономического и экологического разнообразия достигали в силуре, когда число планктонных форм превысило количество бентопелагических, однако с появлением в девоне новых планктонных форм (наутилиды и аммоноидеи), большее значение у баррандеоцерид приобрели бентопелагические жизненные формы, которые были единственными в среднем девоне (рис.3.10 б, в)

3.2.9. Отряд Discosorida.

Изначальный план строения обусловлен происхождением отряда от эллесмероцерид семейства *Plectronoceratidae*. Дискосориды обладали на первых этапах своей истории толстыми многослойными соединительными кольцами, что свидетельствовало об относительно небольшой способности управлять изменением плавучести, и эндогастрически согнутой раковиной. По этим конструктивным особенностям они принадлежали к бентопелагической жизненной форме, что было унаследовано от предков и находит отражение в экологической специализации таксоцена в целом (рис.3.11). Хотя уже в позднем ордовике среди них появились формы и с экзогастрически согнутой и практически прямой раковиной. Начиная с раннего девона, дискосориды более или менее равномерно освоили все адаптивные зоны. В конце своего существования в позднем девоне они достигли максимального таксономического разнообразия, и в фамене составляли вместе с климениидами до 80% всех цефалопод в сообществе.

3.2.10. Отряд Oncocerida.

В отличие от дискосорид, первоначальный план строения связан с происхождением от экзогастрически согнутых эллесмероцерид. Вместе с тем, по общей экологической структуре отряды очень близки (рис. 3.11 и 3.12) и по соотношению жизненных форм на протяжении времени совместного существования как бы дополняли друг друга. До позднего девона родовое разнообразие онкоцерид превышало разнообразие дискосорид. Во второй половине силура и среди онкоцерид, и среди дискосорид возник своеобразный

морфологический тип планктонных форм, раковина которых имела бочонковидную форму и закрытое устье (семейства *Hemiphragmoceratidae* и *Trimeroceratidae* среди онкоцерид, *Phragmoceratidea*, *Mandaloceratidae*, *Mesoceratidae* среди дискосорид). Другим примером такого параллельного возникновения представителей со сходной морфологией в обоих отрядах было появление в позднем девоне нектобентосных жизненных форм с практически прямой раковиной.

3.2.11. Отряд Ascocerida.

Небольшой отряд, представленный полутора десятками родов, основной особенностью плана строения которого является естественное усечение (трункация) заднего конца ортоконического фрагмокона и образование на последних стадиях индивидуального развития эллипсоидальной, сосискообразной или бочонкообразной раковины с камерами, расположенными на задней и дорсальных сторонах. Фрагмокон играл роль пассивного поплавка. Среди них выделяются две жизненные формы: нектобентосная, характерной особенностью которой являлось присутствие открытого устья и горизонтальное положение продольной оси тела (например, ордовикский *Probillingsites*, силурийский *Ascoceras*) и планктонная, раковина которых имела суженное устье и занимала наклонное или гипостомное положение (ордовикские *Billingsites*, *Schuchertoceras*, силурийские *Glosssoceras*, *Aphragmites*). Соотношение их за время существования практически не менялось (рис. 3.13).

3.2.12. Отряд Nautilida.

Типовой морфологией наутилид является планосpirальная раковина, но в современной системе отряда в его состав включают некоторое число родов с трохоидной, согнутой (среднедевонские *Rutoceras*, *Centrolitoceras* и др., раннепермский *Sphooceras*) и даже прямой раковиной (*Casteroceras*).

Наутилиды возникли в раннем девоне изначально как бентопелагические и планктонные формы. Позднее среди наутилоидей появляется нектобентосная жизненная форма и даже бентосные представители. В целом в экологической структуре отряда в

равных долях представлены планктонные, бентопелагические и нектобентосные жизненные формы, однако их соотношение значительно менялось в экогенезе. В ходе развития постепенно сокращалась доля планктонных жизненных форм и увеличивалась доля нектобентосных и бентопелагических (рисунок 3.14). В значительной степени развитие отряда определялось конкурентными отношениями с другой крупной группой – аммоноидеями, также имевшими планоспиральную раковину и появившимися в середине раннего девона. Так, в допермское время, и особенно в карбоне, большинство наутилид представлено нектобентосными и бентопелагическими формами с морфотипом полуэволютных умеренно и быстро расширяющихся раковин (морфогруппа 2N) (рис. 3.14 в). Среди аммоноидей такие формы появляются и преобладают во второй половине перми. С этого времени и, вероятно, в связи с вытеснением их аммоноидеями, среди наутилид начинает возрастать доля бентопелагических форм с морфотипом современного наутилуса, тогда как аммоноидеи в этой адаптивной зоне были представлены другим морфотипом: сфероконовыми и кадиконовыми раковинами с медленно возрастающими оборотами.

Ammonoidea

В палеозое существовало 7 отрядов аммоноидей. Их основным приобретением стала спирально свернутая раковина, разделенная на камеры сложной складчатой перегородкой. Возникнув в середине раннего девона, аммоноидеи быстро заняли доминирующее положение в сообществах цефалопод во всех адаптивных зонах, кроме бентосной.

3.2.13 Отряд Anarcestida

Первые представители этого отряда появились в эмском (6 родов) ярусе раннего девона. Они имели узкую планоспиральную раковину со свободно свернутыми, не соприкасающимися или соприкасающимися, но не объемлющими оборотами, что однозначно позволяет отнести их, как и их предков, бактритид к планктонной жизненной форме. Уже в конце эмса среди анарцестид доминировали инволютные формы с быстро

возрастающими оборотами и узким умбиликом (морфогруппа 4А) - нектобентосные и бентопелагические (типа современного наутилуса). Число последних в целом целом составляло около – 10 % родов и прогрессивно сокращалось в экогенезе (рис. 3.15). Соотношение планктонных и нектобентосных форм для отряда в целом примерно одинаково, но в ходе развития доля планктонных форм увеличивалась: в эйфеле – 32%, живете – 55%, фране – 43%. В фамене отряд представлен только планктонными формами, среди которых доминировал морфотип инволютных раковин с медленно возрастающими оборотами (*Prolobites* и др.). Изменение экологической специализации анарцестид было связано, вероятно, с аноксидными событиями в позднем девоне, сокращавшими площади придонных местобитаний и, возможно, с конкурентными взаимоотношениями с другими группами (торноцератиды, дискосориды).

3.2.14. Отряд *Tornoceratida*.

Характерной особенностью этого отряда является нерасчененная вентральная лопасть и нестабильное положение сифона. Торноцератиды существовали, начиная со среднего девона до поздней перми, но их таксономическое разнообразие было невелико.

В отряде выделяются все жизненные формы: бентопелагическая, нектобентосная и планктонная (рис. 3.16), но экологическая структура отряда значительно менялась в процессе экогенеза. В среднем девоне и во фране среди торноцератид преобладали морфотипы 1А, 4А, 5А (см. глава 2), исключительно нектобентосные инволютные формы. В фамене торноцератиды осваивают и бентопелагическую и планктонную адаптивные зоны. В первой они замещают анарцестид. В планктоне, как и анарцестиды, представлены преимущественно морфотипом инволютных (*Cheiloceras*) раковин с медленно возрастающими оборотами в отличие от появившихся в этой адаптивной зоне климениид, имевших в основном эволютные раковины (морфогруппа 3А) планктонной жизненной формы. Торноцератиды оказались единственным отрядом аммоноидей, представители которого преодолели кризис на рубеже девона и карбона, это были виды, относимые к нектобентосу. Несмотря на некоторое увеличение разнообразия в раннем турне, в

каменноугольное и пермское время торноцератиды остаются немногочисленными и принадлежат, главным образом, к нектобентосной и, в меньшей степени, бентопелагической жизненным формам при очень скромном числе планктонных родов. В середине перми среди них появились бентопелагические формы, а к концу эпохи остался лишь одна инволютная планктонная форма. Среди торноцератид известны долгоживущие роды, часто имеющие космополитное распространение (Tornoceras, Irinoceras, Neoaganides, Agathiceras).

3.2.15. Отряд Clymeniida.

Климении являются одним из наиболее специфических отрядов палеозойских цефалопод. Их отличительная черта - дорсальное положение сифона. Время существования климениид ограничено второй половиной фаменского яруса. Для отряда характерна исключительно высокая скорость эволюции – на протяжении порядка 10 млн. лет возникло и вымерло около 70 родов, и ярко выраженная планктонная специализация – 74% родов климениид занимали эту нишу (рис. 3.17). Первые климении были планктонными организмами, и лишь позднее появились нектобентосные и единичные бентопелагические формы. Большая часть планктонных форм относится к морфогруппе 3А, остальные представлены инволютными, медленно возрастающими раковинами, среди которых встречаются весьма специфические формы со вздутыми оборотами и треугольным навиванием (Wocklumeria, Synwocklumeria). Нектобентосные, преимущественно полуинволютные, быстровозрастающие формы (морфогруппа 5А, 6А) составляли 24% от родового разнообразия отряда, а бентопелагические представлены только 2 родами. В силу своей экологической специфики, климении заселяли наиболее глубокие участки открытого шельфа. Их максимальное разнообразие приходится на эпохи глобальных трансгрессий (зоны *annulata*, *delphus*). Доля планктонных форм увеличивалась на протяжении всей истории развития отряда и в конце фамена составила 100%.

Как уже указывалось ранее, одной из возможных причин увеличения разнообразия среди планктонных форм, отмечающееся в фаменское время среди всех отрядов аммоноидей, могло быть периодическое возникновение аноксидных условий в придонных частях морских бассейнов. Крупные аноксидные события, регистрируемые в геологической летописи по накоплению специфических черных сланцев, отмечаются на протяжении второй половины фамена четырежды (Becker, 1993). Последнее, хангенбергское, рассматривается как основная причина вымирания аммоноидей и ряда других групп фауны на рубеже девона и карбона.

3.2.16 Отряд *Praeglyphioceratida*

Немногочисленные представители (около 10 родов) этого отряда известны из фаменских и турнейских отложений. В девоне они характеризовали только нектобентосную форму, в турнейское время большинство родов также принадлежало нектобентосу. Только один род – *Karagandoceras*, имел эволютную раковину и может рассматриваться как планктонная форма.

4.2.17 Отряд *Goniatitida*.

Гониатитиды - самый многочисленный и разнообразный в морфологическом отношении отряд среди палеозойских цефалопод со спирально свернутой раковиной. В экологическом плане в нем в сопоставимых долях (37% - нектобентос, 35% - планктон, 28% - бентопелагические формы) представлены все жизненные формы (рис. 3.18). С момента своего появления в среднем турне и на протяжении всего карбона и большей части перми гониатитиды играли доминирующую роль в сообществах цефалопод, определяли их внешний облик и экологическую структуру. Первый представитель отряда - род *Goniacyclus* относится к нектобентосу, но почти одновременно возникают многочисленные и разнообразные роды, характеризующие бентопелагическую жизненную форму, а несколько позднее и планктонную. Основной особенностью экологической структуры отряда является высокое таксономическое разнообразие среди

бентопелагических форм. Структура отряда значительно изменялась во время существования (рис. 3.18). Главной тенденцией было постепенное сокращение разнообразия нектобентосных родов (45% в раннем карбоне, 25% - в конце перми) за счет постепенного увеличения доли планктонных и бентопелагических форм. Наиболее существенное сокращение численности нектобентосных гониатитид отмечается в ранней и поздней перми. Отчасти это могло быть связано с конкурентным давлением других групп аммоноидей: в ранней перми - пролеканитид (их число увеличилось с 12 родов в позднем карбоне до 24 - в ранней перми), а в поздней – цератитид.

3.2.18 Отряд Prolecanitida.

Пролеканитиды появились в раннем турне, практически сразу после крупного вымирания на рубеже девона и карбона. Эта обособленная группа аммоноидей характеризуется своеобразным типом усложнения лопастной линии и четко выраженной тенденцией в развитии морфологии раковины. Первые пролеканитиды имели эволютную, широкоумбиликальную раковину с уплощенными боковыми сторонами, которая в процессе эволюции становилась все более инволютной, платиконовой. Одновременно увеличивалась скорость возрастания оборотов, что свидетельствует об изменении экологической специализации отряда (рис. 3.19) от преимущественно планктонной в раннем карбоне до нектобентосной в позднем карбоне и ранней перми, когда они были наиболее разнообразны. В это время среди них появились специфические платиконовые нектобентосные формы с продольными килями и рядом других особенностей. Сложная, сильно складчатая перегородка, характерная для этой группы, свидетельствует о способности животного быстро изменять плавучесть, кроме того, она увеличивала прочность раковины, что позволяло совершать существовать в широком диапазоне глубин. Обтекаемая форма раковина с килями свидетельствует о хорошей маневренности в разнообразных обстановках шельфа.

3.2.19 Отряд Ceratitida.

Первые цератитиды появились на границе ранней и средней перми. В пермское время эта группа, достигшая своего расцвета в мезозое (триас), не имела еще широкого распространения. Первые представители цератитов с эволюционной раковиной и медленно возрастающими оборотами относятся к планктонной жизненной форме, позднее появились нектобентосные (кэпитен) и бентопелагические (вушапин) роды. Преимущественно планктонная специализация характерна для палеозойской истории отряда, хотя в конце перми доля нектобентосных видов, представленных морфотипом полуэволюционных, дискононовых форм с быстро возрастающими оборотами (морфогруппа 6А) увеличилась до 34% (рис. 3.20 б, в). Эта морфологическая область в карбоне и ранней перми была занята преимущественно наутилидами. Во второй половине перми цератитиды вытеснили наутилид из этой адаптивной зоны.

3.3. Морфологическое разнообразие жизненных форм и экогенез таксоцена цефалопод в палеозое.

Как рассматривалось в главе 2, представители с исходно разными типами морфологии раковины: прямой, согнутой, спиральной, приспособливались к обитанию в одной и той же адаптивной зоне; т.е. формируя одну и ту же жизненную форму, могли приобрести как сходный, так и отличающийся тип морфологии. Обобщая данные главы 2 и предыдущих разделов главы 3, можно выделить в пределах каждой из четырех жизненных форм палеозойских цефалопод несколько морфологических типов.

Среди ***бентосной жизненной формы*** может быть выделено два морфологических типа: 1. короткоконические циртоконовые или вторично ортоконовые раковины, типифицируются родами *Scyphoceras*, *Burenoceras* (рис. 2.3); длинноконические ортоконовые раковины крупных и гигантских размеров, типифицируются родами эндоцерид и актиноцерид: *Cameroceras*, *Endoceras*, *Gonioceras* (рис. 2.4).

Бентопелагическая жизненная форма: 1. короткоконические циртоконовые и ортоконовые раковины, типифицируются родами *Protophragmoceras*, *Conostichoceras*; 2. свободно свернутые раковины с очень быстро расширяющимися оборотами, тип

Lyrioceras, *Nephriticeras* (рис. 2.20); 3. спирально конические раковины с выступающими оборотами, типифицируются родами *Lorieroceras*, *Foersteoceras* (рис. 2.21). 4. планосpirальные с быстро возрастающими оборотами, тип современный наутилус. 5. медленно возрастающие свернутые формы, тип – кадиконовые и сфероконовые гониатитиды

Нектобентосная жизненная форма: 1. Прямые или слабо согнутые длинно конические раковины, тип *Virgoceras* (рис. 2.4); 2. раковины с дорсальным положением газовых камер, тип *Ascoceras* (рис. 2.23); 3. раковины с трохOIDНЫМ навиванием с не выступающими оборотами, тип *Cumingoceras*, *Leurotrochoceras* (рис. 2.21); 4. Планоспиральные раковины среднеэволюционные, с умеренно возрастающими оборотами, обычно хорошо скульптированные - морфогруппа 6A, 2N (рис. 2.12, 2.18); 5. планоспиральные инволютные дисконоевые и пахиконовые раковины с быстро и умеренно возрастающими оборотами, гладкие аммоноидеи - морфогруппа 1A, 4A (рис. 2.14) .

Планктонная жизненная форма: 1. Циртоконовые или вторично ортоконоевые короткоконические раковины суженным или закрытым устьем, типичные представители *Phragmoceras*, *Pentameroceras*, *Cinctoceras* (рис. 2.3); 2. длинноконические прямые или слабо согнутые раковины, у которых отсутствуют механизмы ориентировки раковины, тип *Bactrites* (рис. 2.4); 3. планоспиральные раковины эволютные с несоприкасающимися (тип *Estonioceras*, *Bickmorites*) или плотно свернутыми медленно возрастающими оборотами - морфогруппа 3A, 3N (рис. 2.10, 2.16, 2.20); 4. планоспиральные инволютные раковины с медленно возрастающими оборотами, морфогруппа 1A` (рис. 2.14).

Рассмотрим экологическую структуру сообщества цефалопод по отделам палеозоя.

Из раннего ордовика известно около 100 родов цефалопод, половина из них- представители эллесмероцерид, около 20% - тарфицериды, около 15% - эндоцериды. Еще четыре отряда: ортоцериды, актиноцериды, псевдортогоцериды и литуитиды были представлены единичными родами. Основу экологической структуры сообщества (рис.

3.21) формировали в основном представители трех первых отрядов, они и показаны на диаграмме.

Нектобентосные формы составляли около половины всего таксоцена и были наиболее разнообразны таксономически: эту адаптивную зону заселяли в разных пропорциях все существовавшие тогда отряды, более половины составляли эллесмероцериды, 20% эндоцериды, а число родов остальных пяти отрядов составляло лишь треть. Преобладал морфотип прямых длинно конических раковин, лишь 5 родов были свернутыми тарфицеридами. Около 30% таксоцена – бентопелагические жизненные формы, в состав которой входили три отряда, представленные тремя морфотипами. Примерно по одной десятой таксоцена составляли планктон и бентос. Из 10 планктонных родов 8 принадлежали отряду тарфицерид и два эллесмероцеридам. В состав бентосной жизненной формы входили представители эллесмероцерид (9 родов) и эндоцериды.

Средний ордовик. Из среднего ордовика известно около 140 родов. Таксономический состав сообщества изменился кардинально. Доминировавшие ранее эллесмероцериды, эндоцериды и тарфицериды резко сократили свою численность. Существенно увеличилось количество родов в составе ортоцерид, псевдоротоцерид, актиноцерид, литуитид и появилось четыре новых отряда. Вместе с тем, соотношение жизненных форм изменилось незначительно (рис. 3.22).

Уменьшилась (на 8%), в сравнении с ранним ордовиком, доля придонных (бентосной и бентопелагической) форм. Это может быть отражением расширения трансгрессии в середине ордовика, в результате чего пелагическая адаптивная зона стала более объёмной и более дифференцированной. Появившиеся адаптивные вакансии создали возможности для появления групп с новым планом строения, обладавших большими адаптивными потенциями, пришедших на смену более примитивным группам (эллесмероцеридам, эндоцеридам, тарфицеридам), и возрастания разнообразия. Таксономический состав всех жизненных форм на протяжении среднего ордовика стал более разнообразным. В бентосе, несмотря на абсолютное и относительное сокращение,

наряду с сохранившимися с раннего ордовика представителями эндоцерид, и эллесмероцерид появились новые роды актиноцерид и онкоцерид. Ортоцериды и актиноцериды стали играть доминирующую роль в бентопелагической жизненной форме. В планктоне значительно сократилось присутствие эллесмероцерид, но появились представители шести новых отрядов. Нектобентосную адаптивную зону освоили с разным успехом представители всех 11 существовавших в среднем ордовике отрядов.

В позднем ордовике общая экологическая структура сообщества (рис. 3.23) изменилась очень незначительно: увеличилась доля бентопелагических форм за счет сокращения нектобентосной (на 6%). Объяснением этому может служить глобальное сокращение шельфовой адаптивной зоны – основной среды обитания нектобентоса.

Существенные изменения имели место в таксономическом составе всех жизненных форм. Несмотря на то, что в позднем ордовике существовали все те же 11 отрядов, что и в среднем, в каждой из жизненных форм число входивших в нее представителей разных отрядов сократилось.

В составе бентопелагической жизненной формы произошло вытеснение псевдортоцерид за счет двукратного увеличения представителей онкоцерид. Из бентоса исчезли эллесмероцериды и более заметную роль стали играть онкоцериды. Этот отряд занял ведущее положение в составе бентопелагической жизненной формы, составляя вместе с дискосоридами 75% таксоцена. Сократилось число отрядов и в наиболее разнообразной нектобентосной жизненной форме, исчезли литуитиды, эллесмероцериды и баррандеоцериды. Последний отряд составил около 20% состава планктонной жизненной формы, в которой уже не было литуитид. Все это свидетельствует, как о замещении одних отрядных группировок более прогрессивными, так и о том, что среди последних происходила экологическая дифференциация.

Экологическая структура сообщества цефалопод **силура** (рис. 3.24) представляет собой очень обобщенную картину, так как на протяжении силура в целом и в отдельных биохориях таксономическое разнообразие и соотношения жизненных форм различались

(Барков, Киселев, 1995). Она отражает в основном период середины силура – максимума трансгрессии, расцвета рифовых сообществ и граптолитов, которые возможно были звеньями одной трофической цепи.

В силуре существенным изменением в экологической структуре сообщества было увеличение доли пелагических форм (планктонной и нектобентосной), которая впервые достигла 70%, и никогда в дальнейшем не была меньше. В экологическом плане, это может означать начало формирования сбалансированного сообщества, структура которого в дальнейшем изменялась лишь незначительно, несмотря на кардинальные изменения в таксономическом составе отдельных жизненных форм и всего сообщества в целом.

Другой особенностью силурийского сообщества было появление морфотипов с «нетрадиционной» морфологией раковины. В бентосе преобладали псевдортокериды, которые были представлены формами с экзотической гастраподообразной раковиной и впервые появились ортоцериды. Бентопелагическая жизненная форма была на 80% оккупирована дискосоридами и псевдортокеридами с согнутой раковиной и суженным или сомкнутым устьем, которые впервые освоили эту адаптивную зону. Нектобентосные жизненные формы были более чем на половину, представлены морфотипом прямых раковин с развитыми механизмами ориентации в горизонтальном положении – ортоцериды, псевдортокериды, актиноцериды, хотя среди них были представители со слабо согнутой, вторично прямой, планоспиральной раковиной и упомянутые выше формы с низкотрохоидной и аскоцероидной (деколляционной) раковиной, которая укорачивалась путем деколляции заднего конца. Планктон на четверть представлен свернутыми баррандеоцеридами и тарфицеридами с медленно расширяющимися, часто неплотно свернутыми раковинами, а среди последних – низкими трохоидами. Половина планктона – это короткоконические, часто бочонкообразной формы с сомкнутым или закрытым устьем. Впервые в планктоне появились ортоцериды с небольшой раковиной, у которых отсутствовали механизмы ориентировки в горизонтальном положении – предки бактритид.

Ранний девон. Существенное снижение родового разнообразия и кардинальная смена доминирующих таксономических групп (появления первых аммоноидей и отряда наутилид) не сказалось на общей экологической структуре цефалоподового сообщества. Доля пелагических форм достигла 73% за счет увеличения числа нектобентосных родов (рис 3.25)

В немногочисленном бентосе были представлены ортоцериды, псевдортокериды и актиноцериды с широко конической и трохоидной раковиной. Около половины бентопелагической жизненной формы составляли дискосориды. В составе второй половины были представлены ортоцериды, онкоцериды и актиноцериды с короткоконической циртоконовой или вторично ортоконовой раковиной. В составе нектобентосной жизненной формы впервые стал преобладать морфотип свернутых полуинволютных раковин, представленный анарцестидами. Остальные пять отрядов, входившие в эту жизненную форму были представлены морфотипом первично ортоконовых (ортоцериды, псевдортокериды, актиноцериды) и вторично выпрямленных раковин (онкоцериды и дискосориды). Кардинально изменился состав планктона, как в таксономическом отношении, так и общем его облике. Таксономически планктон в раннем девоне почти на 70% был представлен баррандеоцеридами, на четверть - вновь появившимися группами отрядного ранга: аммоноидеями отряда анарцестид и наутилидами. Преобладали два морфотипа свернутых форм: эволютные раковины с медленно возраставшими оборотами и спирально свернутые раковины с несоприкасающимися оборотами, в то время как инволютные медленно возрастающие формы были представлены единичными родами. Несколько большую роль в планктоне стал играть в сравнении с силуром морфотип ортоконовых субцилиндрических раковин. Морфотип циртоконовых раковин с сомкнутым устьем (онкоцериды, дискосориды), преобладавший в силуре, представлен единичными родами.

Средний девон. В экологической структуре сохранилось примерно то же соотношение жизненных форм, что и в раннем (рис.3.26). В бентосе преобладали

представители онкоцерид с короткоконической циртоконовой и вторично ортоконовой раковиной, представители баррандеоцерид, дискосорид и наутилид, которые были представлены по одному роду. В бентопелагической группе установилось довольно близкое соотношение морфотипов свернутых раковин с быстро возраставшими оборотами, но в таксономическом отношении кроме анарцестид и наутилид появились представители баррандеоцерид. Нектобентосная жизненная форма также стала более разнообразной, чем в среднем девоне: при сохранении равных пропорций морфотипов ортоконовых и свернутых инволютных раковин среди последних впервые, кроме анарцестид и наутилид, появились торноцератиды. В планктоне среднего девона возросло число анарцестид и наутилид. Среди свернутых форм увеличилось число представителей с инволютной раковиной с медленно возраставшими оборотами. Пропорции морфотипов со свернутой раковиной и ортоконовых (бактритиды) остались прежними. Несколько увеличилось число короткоконических форм с сомкнутым устьем (онкоцериды, дискосориды).

Поздний девон. Родовое разнообразие самое большое за всю палеозойскую историю класса. Оно возросло за счет планктонных форм, в результате чего доля пелагических жизненных форм достигла 85%. В позднем девоне произошли очень крупные изменения и в таксономическом составе, и в экологической структуре сообщества (рис. 3.27). Основные преобразования отмечаются в фаменское время, после кризиса цефалопод на рубеже фран/фамена, в то время как структура франского сообщества в целом не отличалась от среднедевонской.

Своеобразие позднедевонского сообщества цефалопод в таксономическом отношении определялось возникновением отряда климениид, которые существовали только в фаменском веке, и возрастанием родового разнообразия торноцератид (аммоноидеи), среди которых впервые появились планктонные и бентопелагические формы, и дискосорид. Клименииды, в большинстве своем (2/3 всех существовавших родов), занимали планктонную адаптивную зону, представляя морфотип эволютных

(морфогруппа 3А), а конце своего развития и инволютных (морфогруппа 1А') раковин с медленно возрастающими оборотами. С фамена четко выраженная планктонная специализация отмечается и в отряде Anarcestida. Среди торноцератид планктонные формы также появляются в фамене. Дискосориды были более пластичны и адаптивно разнообразны и дали весь спектр жизненных форм, но наиболее связаны с придонными местообитаниями. Дискосориды, как и клименииды, закончили свое развитие в конце фамена.

Таксономический состав жизненных форм. В бентосе существовало лишь 7 родов дискосорид. Наиболее многочисленны дискосориды были и среди бентопелагических форм с морфотипом коротко конических циртоконов суженным устьем, тогда как морфотип свернутых форм составлял менее 20%, в отличие от среднего девона, когда анарцестиды, наутилиды и баррандеоцериды составляли не менее половины всех бентопелагических форм. В составе нектобентосной жизненной формы более заметную роль стали играть свернутые представители аммоидей (торноцератиды, анарцестиды и впервые появившиеся клименииды). Около трети нектобентоса было представлено морфотипом вторично прямых раковин отрядов онкоцериды и дискосориды. С преобладанием, в отличие от среднего девона, представителей последнего отряда. Ортоцериды, псевдортоцериды и актиноцериды с первично прямой раковиной, составлявшие более 25% в среднем девоне, в позднем представлены единичными родами. Таксономическая структура планктона более чем на 80% определялась аммоидиями отрядов торноцератида, анарцестида и климениида. Более половины их по количеству родов составляли клименииды, представленные морфотипом эволютных раковин с медленно возраставшими оборотами. Морфотип инволютных раковин с медленно возраставшими оборотами был представлен торноцератидами и в меньшей степени анарцестидами и поздними климениидами. Менее 20% планктона было представлено морфотипом прямых (бактритида) и коротко конических циртоконов суженным или закрытым устьем. Максимальное за всю палеозойскую историю развития родовое

разнообразие и своеобразная экологическая структура сообщества цефалопод позднего девона отражает специфические климатические и океанологические условия этого времени, и в определенной степени может быть, в свою очередь, индикатором этих условий. Тёплый климат и обилие древесной наземной растительности при недостаточной утилизации ее мортмассы приводило к сносу и накоплению не окисленного органического вещества на морском дне. Отсутствие ледникового покрова и, соответственно, психросферы препятствовало перемешиванию морских вод и приводило к возникновению аноксидных условий в глубоководных частях бассейнов. Хорошо известно, что на протяжении позднего девона происходили периодические поднятия бескислородных глубинных вод («события черных сланцев») в неритовую зону (на шельф и континентальную платформу), вызывавшие массовые вымирания (кельвассерское событие на границе франа и фамена, хангенбергское событие на границе фамена и турне). Последнее событие катастрофически повлияло на сообщество цефалопод, последствия его были столь же драматичны, как и результаты биотического кризиса на границе перми и триаса. Очевидно, что такие глобальные явления не могли не вызывать перестроек в сообществе цефалопод - наиболее многочисленной и значимой части морской биоты. Кажется несомненным, что сокращение доли прибрежных придонных форм в сообществе головоногих на протяжении позднего девона является прямым следствием сокращения площадей и разнообразия прибрежных местообитаний. В бентосе присутствовали только дискосориды. В бентопелагической адаптивной зоне преобладал морфотип коротко конических циртоконовых раковин отряда дискосорид. Этую адаптивную зону в позднем девоне освоили также и аммоноидеи отряда торноцератид. Бентопелагические торноцератиды были представлены относительно крупными формами с инволютной, сфероконовой или субсфероконовой раковиной с медленно возрастающими оборотами. Вероятно, такая форма раковины была более успешной и позволила вытеснить отсюда анарcestид, для которых характерны бентопелагические формы с высокой скоростью возрастания оборотов.

В миссисипии (ранний карбон) изменения в общей экологической структуре выразились в относительном сокращении числа планктонных форм и полном «уходе» наружнораковинных цефалопод из бентоса. Немного менее половины составляли нектобентосные формы, и почти равные доли принадлежали планктонным и бентопелагическим. Кроме того, в составе всех жизненных форм стали преобладать (до 90%) морфотипы свернутых раковин аммоидей, среди которых наибольшее значение получили вновь появившиеся гониатитиды, составлявшие более половины всех существовавших в это время цефалопод (рис. 3.28).

Среди бентопелагической жизненной формы гониатитиды составляли около 70% и были представлены крупными, медленно возрастающими инволютными и полуинволютными раковинами с уплощенной формой поперечного сечения оборота. Развитие этого морфотипа, который в карбоне и перми стал занимать доминирующее положение среди бентопелагических аммоидей, является главным изменением в морфологической структуре этой жизненной формы на рубеже девона и карбона. Вместе с наутилидами и торноцератидами с их морфотипом инволютных раковин с относительно быстро возраставшими оборотами, они почти полностью вытеснили морфотип ортоконовых псевдортонциерид и последних онкоциерид.

В начале карбона появился новый отряд аммоидей – пролеканитиды, который занял место вымерших анарцестид. Первые пролеканитиды (турнейские) были представлены эволютными с относительно медленно возраставшими оборотами планктонными формами, в дальнейшем их развитие привело к возникновению инволютных, быстро возрастающих нектобентосных форм.

Нектобентосная жизненная форма была более разнообразна таксономически и представлена восемью отрядами, но и здесь преобладали свернутые инволютные, с умеренно или быстро возраставшими оборотами раковины (морфологические области 1А, 4А, 5А) гониатитид, торноцератид и пролеканитид. Второй нектобентосный морфотип – полуэволютные умеренно возрастающие формы были представлены в основном

наутилидами, а также немногими родами пролеканитид и гониатитид. Половину родов нектобентосных форм составляли те же гониатитиды. В планктоне морфотип прямых раковин был представлен последним из родов онкоцерид и бактритидами (10%). Среди свернутых планктонных форм преобладал морфотип эволютных медленно возрастающих раковин, хотя увеличилась доля инволютных и полуинволютных (область 2А) медленно возрастающих форм.

Сообщества пенсильвания (средний и поздний карбон совместно). Общая экологическая структура осталась прежней (рис. 3.29). В таксономическом отношении происходила экспансия аммоидей, неаммоидные цефалоподы, кроме наутилид, были представлены единичными родами. Окончательно вымерли актиноцериды, ортоцериды были представлены не более чем пятью, псевдортоцериды – менее чем десятью родами. В бентопелагической адаптивной зоне остались лишь представители гониатитид и наутилид, представленные, главным образом, инволютными и полуинволютными, кадиконовыми, сфероконовыми и субсфероконовыми раковинами с медленно возрастающими оборотами. В меньшей степени были распространены инволютные раковины с быстро возраставшими оборотами.

Нектобентосная жизненная форма была более разнообразна таксономически, но и здесь более 80% составляли представители аммоидей и наутилид со свернутой полуинволютной и полуэволютной раковиной с умеренно возрастающими оборотами. Таким образом, сообщество цефалопод стало морфологически более однообразным. Формы с ортоконовой, циртоконовой и иной формой раковины были практически вытеснены из всех адаптивных зон.

Ранняя пермь. В экологической структуре сообщества изменения коснулись незначительного увеличения числа родов нектобентосной жизненной формы за счет некоторого сокращения числа планктонных родов с эволютной медленно возрастающей раковиной (рис. 3.30). В таксономической структуре жизненных форм произошли следующие изменения. В составе бентопелагической жизненной формы существенно

расширилось представительство наутилид и сократилось число родов гониатитид (на фоне общего сокращения их числа), в этой адаптивной зоне присутствуют единичные торноцератиды. Последние были представлены лишь одним морфотипом инволютных раковин с быстрым возрастанием оборотов. Существенно сократилось число гониатитид и в нектобентосе, где равное с ними значение приобрели пролеканитиды. Стало несколько больше наутилид и торноцератид. Менее 20% было представлено морфотипом ортоконических раковин ортоцерид и псевдортоцерид. В планктоне также сократилось число гониатитид, за счет увеличения наутилид, при этом наутилиды были представлены морфотипом эволютных раковин с медленно возрастающими оборотами, а среди гониатитид преобладали представители второго морфотипа: инволютные формы с медленно возрастающими оборотами.

Средняя пермь. В целом структура сообщества изменилась незначительно. Доля бентопелагических жизненных форм сократилась до 24%, а доля планктонных форм увеличилась до 32% (рис. 3.31). Среди бентопелагической жизненной формы несколько изменилось соотношение таксономических групп: стало относительно меньше наутилид и преобладали гониатитиды (25 родов). Среди нектобентоса гониатиты составляли 45%, в меньшей степени представлены пролеканитиды, торноцератиды и наутилиды. Доля морфотипа ортоконических раковин ортоцерид и псевдортоцерид составляла всего около 5%. В планктоне существенно уменьшилась доля наутилид и появились цератитиды (5 родов). И первые, и вторые были представлены эволютными раковинами с медленно возрастающими оборотами. Среди гониатитид, которые составляли большую часть планктона, примерно в равных количествах присутствовали и эволютный, и инволютный морфотипы. Доля прямых раковин (бактритид) уменьшилась.

Поздняя пермь. В поздней перми сложилась чрезвычайно специфическая общая экологическая структура сообщества цефалопод (рис. 3.32), которая напоминает структуру позднего девона. Таксономический состав жизненных форм изменился кардинально, прежде всего, в связи с происходившим на протяжении поздней перми вымиранием

доминировавших ранее гониатитид и развитием цератитид, только начинавших свою филогенетическую судьбу. В бентопелагической жизненной форме впервые стали доминировать наутилиды (более 60%), в мезозое и кайнозое эта адаптивная зона стала их единственной экологической специализацией. В четыре раза сократилось число родов гониатитид, которые ранее составляли более 80 % бентопелагической жизненной формы. Цератитиды впервые освоили и эту адаптивную зону.

Цератитиды вместе с наутилидами в равных долях составляли две трети родового состава нектобентосной жизненной формы. В планктоне основную часть составляли цератитиды, представленные эволютным морфотипом; гониатитиды, торноцератиды и бактритиды были представлены единичными родами.

Вымирание в конце перми затронуло все существовавшие отряды. Полностью вымерли бактритиды и псевдортокериды, гониатитиды. В триас перешло всего два рода цератитид, принадлежавших к планктонной жизненной форме, которые дали начало триасовой радиации этого отряда. Среди наутилид пермо-триасовый кризис пережили 2 - 3 бентопелагических рода, один род пролеканитид, который вскоре исчез, не оставив потомков, и единственный род ортоцерид, который дожил до конца триаса.

Проведенное рассмотрение изменений в соотношении и таксономическом составе жизненных форм таксоцена цефалопод в масштабе геологических эпох палеозоя позволяет сделать некоторые общие выводы.

Можно выделить несколько временных отрезков абсолютной продолжительностью в десятки миллионов лет, на протяжении которых экологическая структура сообщества цефалопод менялась незначительно. Соотношение придонных (бентосная и бентопелагическая жизненные формы) и пелагических форм (нектобентосная и планктонная) колебалось в небольших пределах. Периоды стабильной экологической структуры (своего рода адаптивный гомеостаз структуры сообщества): ордовик, ранний и средний девон и франский ярус позднего девона, карбон - средняя пермь. При сравнении соотношения придонных (бентосной и бентопелагической) и пелагических

(нектобентосная и планктонная) жизненных форм, характерных для этих периодов, прослеживается отчетливая тенденция к постепенной пелагиализации всего сообщества.

Уже в раннем ордовике, несмотря на преобладание наиболее примитивных групп, сложилась экологическая структура, в которой присутствовали все жизненные формы. В среднем ордовике, когда появилось пять новых отрядов и еще три, которые ранее были представлены единичными родами, получили широкое распространение, общая экологическая структура этого нового сообщества, вдвое более многочисленного и более разнообразного таксономически, изменилась меньше, чем этого можно было бы ожидать. Пелагическая часть увеличилась до 60% за счет появления новых групп, первоначально приспособленных к обитанию в пелагических (ортотериды, пседортотериды, актиноцериды – нектобентос, баррандеоцериды - планктон) адаптивных зонах, однако в позднем ордовике и среди них появились бентосные и бентопелагические формы. Таким образом, относительная стабильность экологической структуры сообщества цефалопод на протяжении ордоваика, несмотря на появление новых групп и рост таксономического разнообразия, обусловлена стабильностью адаптивных зон моря. Характерной особенностью ордовикского сообщества является большее, чем в любой другой период палеозоя, таксономическое разнообразие в пределах каждой из жизненных форм. Фактически все существовавшие тогда таксоны отрядного ранга имели своих представителей во всех адаптивных зонах.

В ордовикских сообществах доля придонных (бентосных и бентопелагических) форм составляла 43% и 39% в раннем и позднем ордовике соответственно, и 35% в среднем ордовике. Сокращение придонных форм в среднем ордовике коррелирует с максимумом трансгрессии в эту эпоху. В это время происходит формирование структуры морских экосистем, сходной с современной. Начиная с девона, доля придонных сообществ стабилизировалась на уровне около 25%. (В рецентном сообществе эта доля составляет около 20%). В девоне еще присутствовали бентосные формы, но с карбона бентосных форм среди наружнораковинных цефалопод уже не возникало. Периоды стабильности

экологической структуры прерывались относительно более кратковременными периодами, в которые структура сообщества существенно отличалась (нарушался адаптивный гомеостаз сообщества): силур, фаменский век позднего девона, поздняя пермь.

Общей для всех этих периодов характеристикой является то, что в это время резко увеличивается доля планктонных форм.

Теоретически можно выделить три группы причин, обуславливающих перестройки в экологической структуре сообщества. Внутренние причины: появление новых планов строения, новых таксономических групп, которые по своим физиологическим особенностям, что отражается на конструктивных свойствах раковины, были преадаптированы к определенному типу существования. В определенной степени этим может быть объяснено возрастание доли планктонных форм во второй половине перми, когда появились первые цератитиды.

Среди внешних причин возможно возникновение конкурентного пресса со стороны более успешных обитателей придонных местообитаний. Так, изменения в таксономической структуре цефалоподового сообщества в силуре, обусловленное более чем двукратным увеличением доли планктонных форм произошло, в основном, за счет сокращения нектобентоса, доля которого в сообществе в это время была самой низкой на протяжении палеозоя. Скорее всего, это, как и сокращение числа придонных цефалопод, могло быть связано с появлением новых групп придонной фауны. Для некоторых из них цефалоподы могли быть объектом охоты (например, крупные членистоногие). А для других более успешными конкурентами за пищу (рыбообразные).

Другой внешней причиной могли быть изменения в океанографической обстановке, приводившие к сокращению в некоторых адаптивных зонах числа вакансий, пригодных для обитания цефалопод. Возможно, этим может быть объяснено самое крупное изменение экологической структуры сообщества, происходившее во второй половине позднего девона. Аноксидные события позднего девона, приводившие к вымиранию

групп бентосной и связанной с ней биоты, оказались на сообществе цефалопод почти двукратным сокращением доли бентосных и бентопелагических форм и почти трехкратным увеличением количества планктона. Половину планктона составляли представители аммоноидей отряда климениид с морфотипом эволютных раковин, которые трактуются как обитатели открытой пелагии.

Вероятно, все перечисленные причины играли свою роль в указанные периоды перестройки экологической структуры сообщества цефалопод, хотя и в разных пропорциях.

Глава 4. Экологическая структура палеозойских сообществ аммоноидей Уральского палеобассейна.

Изучение развития комплексов аммоноидей на продолжительном отрезке времени и в пределах одного крупного палеобассейна позволяет более детально и конкретно проследить характер морфологических и экологических изменений в сообществах и их взаимосвязь с абиотическими событиями.

4.1. Общие сведения

Уральский бассейн позднего палеозоя является одним из наиболее благоприятных объектов для проведения таких исследований. Эта древняя акватория непрерывно существовала на протяжении второй половины палеозоя; на юге она через Приаралье была связана с морскими бассейнами Тянь-Шаня, Памира, Центрального и Восточного Казахстана, на западе – с эпиконтинентальными морями Русской платформы, а на севере с акваториями Новой Земли и Тимано-Печоры. Практически вся стратиграфическая последовательность отложений Урала от эмского яруса нижнего девона по артинский ярус нижней перми хорошо охарактеризована аммоноидеями. Ряд комплексов (фаменский, позднетурнейский, поздневизейский, серпуховский, раннебашкирский, гжельский, ассельский, сакмарский, ранне- и позднеартинский) является уникальным, как по богатству таксономического разнообразия, так и по числу собранных несколькими поколениями исследователей экземпляров.

На протяжении рассматриваемого интервала основной тенденцией развития данной акватории являлось постепенное сужение и обмеление по мере надвига Сибирской плиты на Русскую и коллизии Казахстанского континента. Начиная с позднего девона, развитие палеоокеанических зон, отделявших Восточно-Европейский континент от Казахстании и Сибирской плиты, постепенно завершалось. Этот процесс сопровождался горообразованием и вулканализмом на

восточном борту бассейна, а также высокой сейсмической активностью в результате продольных сдвигов плит по обоим его бортам.

К концу девона, во франское и фаменское время на территории Урала сформировался ряд меридионально вытянутых структур: микроконтинентов и островных вулканических дуг, разделявших морские бассейны с разным типом осадконакопления (Пучков, 2000). На западе между окраиной Восточноевропейского континента и микроконтинентом Уралтау продолжал свое развитие глубоководный эпиконтинетальный бассейн, образовавшийся еще в раннем палеозое (Мизенс, 1997, 2000 и др.). Основным источником сноса терригенного материала являлись погруженные и полупогруженные меридиональные тектонические структуры Уральского палеоокеана. В его северо-западной части существовали глубоководные троговые бассейны, разделенные поднятиями, в которых во франское и фаменское время накапливались отложения доманикового типа и формировались мощные, преимущественно терригенные и терригенно-карбонатные толщи. В восточной части в позднем девоне сохранялись океанический глубоководный бассейн, островная Магнитогорская дуга и зона субдукции.

На рубеже девона и карбона на территории Урала произошла существенная перестройка геодинамических обстановок, связанная с прекращением субдукции в районе Магнитогорской мегазоны (Пучков, 2000). Таким образом, Уральский бассейн по мере консолидации Лавразийского блока Пангеи к началу каменноугольного периода утратил океанический облик.

В раннем и начале среднего карбона на севере сохранился глубоководный морской бассейн, ограниченный с запада мелководным карбонатным шельфом Тимано-Печорской провинции. На территории современного Среднего и Южного Урала сохранялись морские глубоководные бассейны в виде узких, асимметричных трогов на западе и востоке, имевших свободную связь между собой на южной окраине. В наиболее глубоководных частях юга бассейна (Зилаирский

мегасинклиниорий) осадконакопление, как и в позднем девоне, осуществлялось, главным образом, гравитационными потоками. Основным источником терригенного материала являлось воздымающееся сооружение горного Урала, а в юго-восточной части бассейна также вулканические острова Магнитогорской дуги. Глубина в южной части бассейна возрастила с севера на юг от Башкирии к Актюбинской области. Во второй половине раннего и начале среднего карбона на территории восточного склона Урала было развито мелководное шельфовое море, где накапливались преимущественно карбонатные толщи, и только в западной его части сохранялись относительно глубоководные обстановки (Мизенс, 2002 и др.).

В башкирском веке среднего карбона началось интенсивное формирование Уральского предкраевого прогиба, что привело к значительным изменениям характера седиментации и палеогеографических условий, существовавших в бассейне. Возросло количество полимиктового материала, поступавшего со склонов горного Урала, что выразилось в формировании мощных флишоидных толщ на восточном борту прогиба. Одновременно происходило сокращение площадей карбонатного шельфа на западе.

В московском веке Уральский бассейн имел симметричное строение с системой субмеридиональных фациальных зон. В центре располагалась цепь островов, разделявшая бассейн на западную и восточную части. Они были разобщены в московском веке на Северном, Среднем и большей части Южного Урала и соединялись на периклинальном замыкании, что подтверждается общностью ряда групп фауны (Иванова, 2002). На восточном склоне Южного Урала морской бассейн представлял собой залив, который, слепо заканчиваясь на севере, на юге соединялся с европейской частью бассейна и через Приаралье с морями Тянь-Шаня, Памира, Центрального и Восточного Казахстана (Чувашов и др., 1984; Иванова, Чувашов, 1990). Европейская часть Урала являлась более открытым глубоководным

эпиконтинентальным бассейном, который с запада был отделен грядой островов и отмелей от московского моря Русской платформы.

В позднем карбоне начался орогенез и морские обстановки сохранялись преимущественно на западном склоне Урала. В это время и на протяжении ранней перми (ассель, сакмары) акватория Урала представляла собой меридионально вытянутый асимметричный пролив, окаймляющий Восточно-европейское внутреннее море с востока, и соединяющий воды Палеотетиса и северной Панталиассы. Пролив отделялся от платформенной части Восточноевропейского моря цепочкой отмелей, островов и рифов. Последние интерпретируются, как барьерные (Антошкина, 2003 и др.). Рифовые тела пермского возраста протягивались субмеридиональной полосой вдоль всего западного склона Урала с юга на север, с ответвлением восточнее Тимана. Гидрологические, географические и геологические условия по обе стороны барьерного рифа существенно различались. На Восточноевропейской равнине в это время развивалась крупнейшая карбонатно-эвапоритовая платформа. В зоне предкраевого прогиба формировались мощные молласовые и флишоидные толщи, развитие которых связано с поступлением терригенного материала с герцинских горных цепей на востоке и, одновременно, карбонатного материала со склонов платформы на западе. В течение всего позднего карбона и ранней перми предкраевой прогиб имел отчетливую поперечную асимметрию. С востока на запад его структура выглядела следующим образом: крутой склон, покрытый мощным терригенным шлейфом, дно прогиба, в центральной части покрытое карбонатным флишем (при этом к западу уменьшалась доля терригенных пород и увеличивалась доля карбонатов). Западный борт представлял собой крутой, обрывистый платформенный склон на котором накапливались карбонатные илы и ракуша бентосной фауны, поступавшие с бровки платформы (Хворова, 1961). Большая часть карбонатного материала в Уральский

пролив поступала с запада, по крайней мере, до артинского времени, когда обмеление создало условия для автохтонного карбонатонакопления.

В артинском веке началось закрытие южной оконечности пролива, в результате контакта Русской и Сибирской плит, а также движения Киммерийских блоков на север и смыкания Палеотетиса. С конца сакмарского – начала артинского времени Уральский пролив не имел сообщения с водами Палеотетиса, постепенно закрываясь с юга на север, где сообщение с водами бореальной Панталассы не прекращалось, видимо, до полного смыкания Уральского бассейна в конце средней перми (Рис. 4.1).

На историю развития биоты, несомненно, оказали влияние и климатические факторы. В позднем палеозое территория Уральского бассейна располагалась преимущественно в тропическом и субтропическом климатических поясах. Этим частично объясняется значительное таксономическое разнообразие палеозойских аммоноидей Южного Урала. Только в конце сакмарского и артинском веках на севере имел место приморский гумидный климат, что было связано с развитием обширного южного полярного оледенения, пик которого приходится на ассельский век (Чумаков, Жарков, 2002).

4.2. Экологическая структура палеозойских сообществ аммоноидей Урала.

Анализ аммоноидных комплексов основан на результатах измерений параметров Раупа 756 видов девонских, каменноугольных и раннепермских аммоноидей из местонахождений на территории Урала, Пай-Хоя, Новой Земли, Тимана. Измерялись голотипы или оригиналы из типовой серии, преимущественно взрослые раковины, поскольку на протяжении роста параметры раковины могут сильно варьировать. Вопросы методики, распределения на морфогруппы и выделения жизненных форм подробно обсуждены в главе 2.

Область распределения параметров W , D , S изученных аммоидей ограничена следующими значениями $D \approx 0 - 0,71$; $W \approx 1,4 - 4,19$; $S = 0,3 - 2,8$ и характеризует практически все возможные морфологические вариации для мономорфных раковин (Рис. 4.2). Самыми распространенными (более 40 % всего видового разнообразия) являются нектобентосные жизненные формы из морфологической области 1А (морфогруппа 1А). Эта морфогруппа является одной из самых устойчивых и присутствует в сообществах на протяжении всего рассматриваемого времени. Типичные представители: *Tornoceras*, *Dzhaprakoceras*, *Goniatites*, *Dombarites*, *Proshumardites*, *Delepinoceras*, *Bilinguites*, *Agathiceras*, *Gonioloboceras*, *Thalassoceras*, и др. Виды с дискоконовой, платиконовой или оксиконовой раковиной с умеренно или быстро возрастающими оборотами ($W \sim 2,0 - 3,5$) – морфогруппа 4А, например: *Timanites*, *Kazakhoceras*, *Girtyoceras*, *Manticoceras*, *Carinoceras*, *Medlicottia*, *Artinskia* и др. также характеризуют нектобентосную жизненную форму, но, в отличие от группы 1А, они были немногочисленны на протяжении всего палеозоя. Их видовое разнообразие составляет около 10 % от общего числа форм. Обычный размер раковины – $D = 40 - 60$ мм, а у некоторых видов раковина достигала крупных для палеозойских аммоидей размеров: $D = 100 - 200$ мм и более.

Планктонные эволютивные, широкоумбиликальные формы с различной формой поперечного сечения оборотов из морфогруппы 3А (планктон - 1) составляют около 22% всего таксономического разнообразия. Типичные представители этого типа: *Hexaclymenia*, *Trigonoclymenia*, *Clymenia*, *Economismoceras*, *Rhymnoceras*, *Alaoceras*, *Dombarigloria*, *Cancelloceras*, *Eoasianites*, *Svetlanoceras*, *Paragastrioceras* и др. Мелкие инволютные и умеренно инволютные раковины с низкой скоростью возрастания оборотов (*Prolobites*, *Epiwocklumeria*, *Quasicravenoceras*, *Mirilentia*, *Lyrogoniatis*, *Ferganoceras*, *Emilites*, *Protopopanoceras*, *Crimites* и др.), входившие в морфогруппы

1A` и 2A и характеризующие второй тип планктонной жизненной формы (П-2) менее разнообразны - 9 % от общего числа видов.

Не столь многочисленными являлись и бентопелагические формы: субсфероконовые, сфероконовые и кадиконовые, достаточно крупные – диаметром 35 мм и более раковины с низкой или умеренной скоростью возрастания оборотов. Рода Eurites, Glaphyrites, часть видов родов Goniatites, Dombarites, Gastrioceras, Cravenoceras и др. К бентопелагическим формам мы относим также достаточно крупные ($D = 35$ мм и более), пахиконовые и субдисконоевые раковины с умеренно узким или средним умбиликом из морфогруппы 2A. В целом, разнообразие бентопелагических форм было невелико - 17 % от общего числа видов.

Соотношение жизненных форм, таксономическое и морфологическое разнообразие аммоноидей Уральского бассейна значительно изменялись во времени (Рис. 4.3 а, б). Можно выделить несколько этапов интенсивного формообразования, разделенных эпизодами кризисов или стагнации, во многом связанных с глобальными или региональными абиотическими событиями (трансгрессии и регрессии, смена характера седиментации, тектонические движения, климатические изменения и т.п.).

Ниже подробно рассматривается развитие аммоноидей на протяжении отдельных ярусов от девона до перми.

4.3.1. Ранний девон.

Эмский век.

Развитие аммоноидей на территории Уральского бассейна началось с эмского века раннего девона. Наиболее древние комплексы аммоноидей известны из отложений восточного склона Северного и Среднего Урала (Екатеринбургская обл.), а также Новой Земли. Аммоноидеи изучались Б. И. Богословским (1962а, 1963, 1969, 1972). Коллекции аммоноидей немногочисленны и насчитывают около 200

экземпляров, хранятся в ПИН РАН. Аммоидеи происходят из нескольких местонахождений.

На Северном Урале они найдены в районе г. Краснотурьинска (правый берег р. Заболотная, приток р. Большая Волчанка). Из темно-серых, до черных, слоистых окремнелых известняков с тонкими прослойками известковистых песчаников и мергелей определены (Богословский, 1969): *Erbenoceras advolvens*, *Mimosiphinctes tenuicostatus*, *Teicherticeras lissovi*, *Convoluticeras erbeni*.

Аммоидеи из верхнеэмских отложений найдены в двух местонахождениях, расположенных на левом берегу р. Пышмы (восточный склон Среднего Урала). В известняковых включениях в туфовых прослоях и из ксенолитов в порфиритах описаны *Teicherticeras pyshmense*.

Основу уральских комплексов по числу экземпляров составляют представители рода *Teicherticeras*, имевшие на взрослых стадиях узкую эволютную раковину с соприкасающимися, но не объемлющими оборотами. Вторыми по численности являются формы с несоприкасающимися оборотами *Erbenoceras advolvens*.

На Новой Земле позднеэмские аммоидеи представлены видами *Gracillites svetlanae*, *Metabactrites formosus*, *Latanarcestes boreus* (Богословский, 1972), также имевшими раковину с несоприкасающимися оборотами.

Все известные эмские виды характеризуют планктонную жизненную форму (планктон – 1, эволютные).

4.3.2. Средний девон.

Эйфельский век.

В среднем девоне на территории Уральского бассейна аммоидеи были немногочисленны. Из отложений эйфельского яруса известно 23 вида 13 родов. Аммоидеи изучались Богословским (1958 а, б, 1961, 1969). Они найдены в

нескольких местонахождениях, расположенных на восточном склоне Северного и Среднего Урала. Коллекции хранятся в ПИН РАН и насчитывают около 150 экз.

Из светло-серых, тонкозернистых афанитовых известняков на восточном склоне Северного Урала описаны раннеэйфельские аммоидеи: *Gyroceratites glaber*, *Laganites tenuis*, *Parentites praecursor*, *Augurites mirandus*, *Latanarcestes kakvensis* (Богословский, 1961). Совместно с аммоидеями встречены редкие брахиоподы, гастроподы, ругозы, криноидеи, а также наутилоидеи. Среди аммоидей преобладают оксиконовые и дисконоевые – морфогруппы 4А и 6А, нектобентосные формы – 3 вида, планктонная жизненная форма представлена одним эволютным видом – *Gyroceratites glaber*. Вид *Parentites praecursor* обладает дисконосовой раковиной с очень высокой скоростью возрастания оборотов ($W = 3,8$) и предположительно рассматривается как бентопелагическая форма.

Разнообразный комплекс аммоидей описан из нижнеэйфельских отложений на левом берегу р. Бобровки (восточный склон Среднего Урала, Артемовский р-н). Из вишнево-красных, толстослоистых окремнелых известняков, перекрытых известняковыми песчаниками, определены виды: *Gyroceratites gracilis*, *Fasciculoceras uralense*, *Mimagoniatites obesus*, *M. angulostriatus*, *Agoniatites uralensis*, *Latanarcestes pronini*, *L. ventroplanus*, *Subanarcestes macrocephalus*, *S. bisulcatus*, *Mimanarcestes nalivkini*, *Werneroceras bobrovkense* (Богословский, 1969). Помимо аммоидей известняки включают двустворок и наутилоидей, а также разнообразную бентосную фауну: ругоз, брахиопод, гастропод, криноидей, трилобитов, тентакулитов. Аммоидеи немногочисленны, коллекции насчитывают 132 экз. В комплексах, как по числу экземпляров, так и видовому разнообразию преобладают оксиконовые, дисконоевые и субдисконоевые нектобентосные формы (7 видов из 11). Планктонные формы представлены эволютными раковинами с различной высотой поперечного сечения оборота (3 вида). Бентопелагическая жизненная форма представлена только одним видом.

Живетский век.

Аммоноидеи из животских отложений известны из одного местонахождения (левый берег р. Б. Елец, выше поселка Елецкая, район г. Воркуты) на территории западного склона Приполярного Урала. Из толстослоистых темно-серых известняков с фораминиферами, брахиоподами и трилобитами описаны редкие аммоноидеи *Werneroceras uralicum*, *Pseudofoordites hyperboreus*, *Wedekindella psittacina* (Богословский, 1959). Возраст вмещающих отложений рассматривается как позднеживетский. Виды *Werneroceras uralicum* и *Pseudofoordites hyperboreus* могут быть отнесены к нектобентосной жизненной форме, поскольку имеют дискоконовую раковину средних размеров ($D = 30 - 50$ мм) с узким умбиликом и относительно высокой скоростью возрастания оборотов. Для *Wedekindella psittacina* характерна дискоконовая, узкоумбиликальная раковина мелких размеров (менее 20 мм в диаметре), с низкой скоростью навивания оборотов, характерная для планктонной (планктон – 2) жизненной формы.

Развитие аммоноидей раннего и среднего девона на территории Уральского палеоокеана отражает общие черты развития группы на этом этапе. Для эмского века характерны исключительно планктонные формы. В эйфельское время разнообразие жизненных форм и морфотипов возрастает, появляются нектобентосные и бентопелагические формы. Аммоноидеи относятся преимущественно к нектобентосной жизненной форме и приурочены к известнякам, включающим разнообразную бентосную фауну.

Крайне обедненный комплекс аммоноидей из животских отложений Приполярного Урала также представлен в основном нектобентосными формами. Живетские аммоноидеи, так же как и эйфельские, происходят из относительно мелководных карбонатных отложений, включающих разнообразную бентосную фауну.

4.3.3. Поздний девон.

Франский век.

В позднем девоне разнообразие аммоидей на территории Уральского палеоокеана значительно возрастает. Основной пик формообразования приходится на фаменское время и в значительной мере связан с появлением и развитием отряда *Clymeniida*. Таксономическое и морфологическое разнообразие франских аммоидей было относительно невелико. Они известны, главным образом, из местонахождений на западном склоне Среднего и Приполярного Урала, на территории Новой Земли, Пай-Хоя и Южного Тимана. Во второй половине франского времени началось развитие аммоидей на территории Южного Урала.

Франские аммоиди характеризуют нижнюю и среднюю, возможно, верхнюю (мантикоцерасовый горизонт) часть франского яруса. Точная корреляция с западноевропейскими зонами часто затруднена, поскольку большинство уральских видов является эндемичными или имеют широкое стратиграфическое распространение. Комплекс включает 27 видов, 11 родов, 4 семейства. Коллекции насчитывают около 2900 экз., хранятся в ПИН РАН, ЦНИГР-музее им. Чернышева, Ленинградском Горном институте, ВНИГНИ. Систематический состав и фауна аммоидей франского яруса изучалась многими авторами (Богословский, 1957, 1958б, 1969, 1971; Богословский, Пославская, Беляев, 1982; Янишевский, 1926; Ляшенко, 1956, 1957 и др.).

Область значений параметров W , D , S франских аммоидей ограничена показателями $W = 1,54 - 3,3$; $D = 0,01 - 0,57$; $S = 0,67 - 1,9$. Преобладают нектобентосные формы дисконоевые и оксиноевые, с узким или умеренно узким умбиликом (23 вида, 85 %). Также присутствуют эволютные офиоконовые или платиконовые планктонные формы (4 вида, 15%). Аммоиди известны из разных частей бассейна, характеризующихся разным типом осадконакопления и геологического строения. В целом сообщества обеднены как в таксономическом, так

и в морфологическом плане. Для франских аммоноидей Урала характерна высокая степень эндемизма на видовом уровне.

На севере Уральского палеобассейна аммоноидеи происходят из ряда местонахождений, расположенных на западном склоне Приполярного Урала и гряде Чернышова (бассейн р. Уса). Аммоноидеи найдены в серых и темно-серых, почти черных, известняках (кыновские - саргаевские слои) и включают виды *Hoeninghausia uchtensis*, *Koenetites uralensis*, *Timanites keyserlingi*, *Tornoceras simplex*, *Komiceras stuckenbergi*, *Ponticeras* sp., *Manticoceras sinuosum*. Комплекс характеризует нижнюю часть франского яруса (фарцицеровый горизонт, возможно, европейская зона С по присутствию *Timanites keyserlingi*). Все виды обладают дискоконовой, узкоумбиликальной раковиной, часто крупных размеров, и представляют нектобентосную жизненную форму. Аналогичный комплекс аммоноидей известен из местонахождения в бассейне р. Кара (восточный склон хр. Пай-Хой). Из черных пиритизированных известняков описаны *Timanites keyserlingi*, *Tornoceras simplex* (Богословский, 1969).

На Южном Тимане раннефранские аммоноидеи (европейские зоны В – Е) найдены в ряде местонахождений в бассейне р Ухта. Аммоноидеи происходят из карбонатных прослоев в толще зеленовато-серых сланцевых глин с редкими пропластками светло-серых и зеленовато-серых мергелей устьяргской свиты, а также из карбонатных прослоев доманиковой толщи. Устьяргская свита сложена глинами, алевролитами с прослойми мергеля, а также песчанистыми, глинистыми и детритовыми известняками. Отложения доманиковой свиты – карбонатно-кремнистые породы с прослойми глин. Совместно с аммоноидеями встречены редкие бактритоиды, наутилоиды, тентакулиты. Кроме этого в отложениях свиты присутствуют многочисленные остатки брахиопод и остракод. Комплекс включает виды *Tornoceras simplex*, *Timanites keyserlengi*, *Ponticeras uralicum*, *P. uchtense*, *P. tshernyschewi*, *P. bisulcatum*, *P. lebedeffi*, *P. auritum*, *Probeloceras keyserlingi*, *P.*

domanicense, *Komiceras stuckenbergi*, *Aulotornoceras keyserlingi*, *Uchtites syrjanicus*, *Manticoceras ammon* и др. Основу сообществ составляют нектобентосные дискоконовые и оксиконовые формы (11 видов), а также узкие эволютные планктонные виды *Ponticeras*, *Probeloceras* (4 вида).

Позднефранские аммоидеи собраны из местонахождений в бассейне р. Седью, по рекам Лыаель и Вежа-Вож из отложений лыаельской свиты (Богословский, 1969). В фациальном отношении эта свита представлена образованиями склона предрифовой впадины, в том числе турбидитами: переслаиванием пластов и пачек глин с пластами известняков преимущественно доманикоидного характера. Аммоидеи происходят из известняков, которые также содержат многочисленные остатки брахиопод, остракод и конодонтов, а глины – миоспоры. Риф, преимущественно водорослевый, располагался к югу и юго-востоку (Юдина, Москаленко, 1997). Основу комплексов составляют многочисленные виды рода *Manticoceras*, присутствуют также *Carinoceras ljaschenkovaе*, *C. menneri*, *Tornoceras simplex*, *Timanoceras ellipsoidale*. Большинство видов имеет дискоконовую или оксиконовую раковину с умеренно узким или узким умбиликом и средней или высокой скоростью навивания оборотов, характерную для нектобентосной жизненной формы. Часто раковины достигают крупных размеров (до 200 мм в диаметре и более, средний диаметр раковин рода *Manticoceras* составляет 60 – 70 мм).

На территории Среднего Урала аммоидеи характеризуют отложения нижнего и верхнего (мантикоцеровый горизонт) франа. Немногочисленные (53 экз.) раннефранские аммоидеи происходят из кыновских – саргаевских слоев (местонахождение на левом берегу р. Хорошевки, р-н г. Губахи, Пермская обл.). Из плотных светло-серых, ожелезненных известняков Б. И. Богословским (1969) указаны виды *Koenetites uralensis*, *Hoeninghausia koswensis*, *Timanites keyserlingi*. Эти

виды обладают узкой, дисконовой или оксионовой крупной ($D= 50 - 140$ мм) инволютной раковиной, характеризующей нектобентосную жизненную форму.

Позднефранские аммоноидеи известны из местонахождений на рр. Косьва и Вильва (западный склон Среднего Урала, Пермская обл.). Из светло-серых, зернистых известняков собраны виды *Manticoceras intumescens*, *M. cordatum*, *M. sinuosum*, *M. sp.*, *Tornoceras simplex*, *Aulotornoceras sp.* (Богословский, 1969). Все виды обладают дисконовой инволютной раковиной с узким или умеренно узким умбиликом, высокой скоростью возрастания оборотов и характеризуют нектобентосную жизненную форму.

В южной части Уральского палеобассейна развитие аммоноидей началось несколько позднее. Наиболее древние их находки известны из верхнефранских отложений. Верхнефранские аммоноидеи происходят из местонахождений на западном склоне Южного Урала (Башкирия, бассейны рек Зилим, Зиган). Данная территория, расположенная между окраиной Восточно-Европейского континента и отделенная от открытого океана микроконтинентом Уралтау, в конце девона представляла собой эпиконтинетальный бассейн. В конце франского века здесь накапливались разнофациальные отложения, характерные для мелководного шельфа: известняки, известковисто-глинистые сланцы, аргиллиты, алевролиты и т. д. Из этих отложений известны следующие виды: *Manticoceras sinuosum*, *M. cordatum*, *M. intumescens*, *Tornoceras simplex*. Все виды характеризуют нектобентосную жизненную форму. Число раковин аммоноидей в отложениях невелико (Богословский, 1969). Бедный таксономический состав, однообразная экологическая структура сообществ указывают, вероятно, на неблагоприятные условия существования аммоноидей.

Таким образом, характерной чертой сообществ франских аммоноидей является преобладание, как по числу экземпляров, так и по таксономическому разнообразию крупных инволютных дисконоевых нектобентосных форм. В гораздо

меньшей степени были представлены планктонные эволюционные платиконовые раковины, распространенные в раннефранских отложениях Южного Тимана. Аммоноидеи населяли область карбонатного шельфа и верхнюю часть склона. Характерно отсутствие бентопелагических форм, широко распространенных в более поздние эпохи.

Фаменский век.

В западной части Североуральского бассейна в среднефранское – турнейское время происходило формирование Тимано-Печорской системы прогибов (Malyshev, 2000). В результате на палеоподнятиях возникли карбонатные отмели, где образовывались аккумулятивно-органогенные сооружения типа карбонатных банок и небольшие органогенные постройки, обрамленные областями некомпенсированного осадконакопления (Антошкина, 2003). В глубоководных прогибах накапливались преимущественно глинисто-карбонатные и глинисто-кремнистые отложения доманикового типа. Морские воды, окружавшие карбонатные плато, характеризовались спокойной гидродинамикой, обилием разложившейся органики и наличием вулканического материала, что влияло на химический состав и способствовало возникновению аноксидных обстановок и сероводородного заражения (Максимова, 1970; Антошкина, 2003). Подобные условия были, вероятно, неблагоприятны для существования аммоноидей. На протяжении большей части фамена, на территории Северного и Приполярного Урала они практически отсутствуют. Единственная находка раннефаменских аммоноидей на территории Северного Урала (р. Яйва) *Cheiloceras verneuili* указана П. И. Кротовым (1888).

Немногочисленные позднефаменские (зона *Kalloclymenia-Wocklumeria*) аммоноидеи известны из разреза на р. Кожим (западный склон Приполярного Урала). Комплекс аммоноидей содержит виды *Kalloclymenia kozhimensis*, и собранные из вышележащих слоев *Rectimitoceras obsoletum*, *R. angustilobatum*

(Богословский, Кузина, 1980). Аммоноиды происходят из пачки черных глинисто-кремнистых известняков с линзами и массивными прослойями кремней. Характер сохранности фауны свидетельствует о возможном посмертном переносе. В комплексе доминируют планктонные эволюционные раковины *Kalloclymenia kozhimensis*, образующие отдельные прослои, в то время как инволютные, узкоумбиликальные виды рода *Rectimitoceras*, характерные для нектобентосной жизненной формы, представлены единичными экземплярами.

Более богатые в таксономическом отношении местонахождения позднефаменских аммоноидей известны на восточном склоне Полярного Урала (pp. Манья, Лозьва). Отсюда указаны виды *Posttornoceras contiguum*, *Maeneceras sulciferum*, *Uraloclymenia volkovi*, *Falciclymenia uralica*, *Protocylymenia dubia*, *Cymacylymenia costata* и *Kalloclymenia glabra*. Основу комплексов составляют эволюционные планктонные формы.

На территории **Южного Урала** на рубеже франа и фамена отмечается регрессия, максимум которой пришелся на начало фаменского века (конодонтовая зона *triangularis*), и которая привела к кризису в аммоноидных сообществах. В основании раннего фамена на территории Южного Урала аммоноиды не известны. Несколько позднее регрессия сменилась трансгрессией. В результате затопления значительно увеличилась площадь внешнего карбонатного шельфа – основной области обитания аммоноидей фамена (Becker, 1993 и др.), что, вероятно, явилось главной причиной быстрого роста их таксономического и морфологического разнообразия.

Фамен является беспрецедентным этапом в развитии аммоноидей. В это время отмечается наибольшее таксономическое разнообразие за всю историю их существования в палеозое. Фаменные аммоноиды происходят из интервала, соответствующего суммарному объему четырех аммоноидных генозон: *Cheiloceras*, *Prolobites*–*Platyclymenia*, *Clymenia*–*Gonioclymenia* и *Kalloclymenia*–*Wocklumeria*.

Коллекция составляет более 25 тысяч раковин, хранящихся в Палеонтологическом Институте РАН (№№ 1263, 1266, 1447, 2688, 2755, 3754). Систематический состав фауны фаменских аммоноидей Южноуральской-Казахстанской области изучен многими авторами (Токаренко, 1903; Пэрна, 1914; Колотухина, 1938; Кинд, 1944; Наливкина, 1953; Богословский, 1969, 1971, 1981; Николаева, Богословский, 2005 и др.).

Из фаменских отложений на Южном Урале известно 193 вида аммоноидей, относящихся к 60 родам и 21 семейству. Морфологическая область для этого времени ограничена значениями $W = 1,4 - 2,7$; $D = 0 - 0,65$, $S = 0,33 - 2,0$.

Основу комплексов аммоноидей фамена составляли планктонные формы - 49% видов, большая часть из которых обладает эволюционными овиоконовыми или платиконовыми раковинами – 116 видов (Рис 4.4). Подавляющее большинство форм из этой морфогруппы относится к отряду Clymeniida. В нее входят виды семейств: Cymaclymeniidae, Gonioclymeniidae, Hexaclymeniidae, Cyrtoclymeniidae, Rectoclymeniidae, Clymeniidae, Carinoclymeniidae, Pachyclymeniidae, Gonioclymeniidae и др. Из торнокератид к этой морфогруппе относятся виды сем. Pseudoclymeniidae и Tornoceratidae (род Posttornoceras). Остальную часть планктонных форм - 24 вида составляли инволютные, медленно расширяющиеся раковины, характерные для представителей отрядов Anarcestida и Tornoceratida (виды сем. Prionoceratidae, Sporadoceratidae, Dimeroceratidae, Cheiloceratidae, Posttornoceratidae, Prolobitidae). Среди климений в эту морфогруппу входят отдельные представители сем. Parawocklumeridae и Biloclymeniidae. Для них характерно треугольное навивание раковины на ранних оборотах.

Также широко были распространены нектобентосные формы (33 % от общего числа видов). Две трети из них (52 вида) составляли пахиконовые и дискоконовые инволютные и полуинволютные раковины. Представители нектобентосной жизненной формы известны во всех отрядах. Большая их часть входит в состав

Tornoceratida (сем. Cheiloceratidae, Tornoceratidae, Posttornoceratidae, и др.), Praeglyphiocetida, Anarcestida. В меньшей степени (26 видов) в этой группе представлены климении, для которых характерны виды с дискоконовой полуинволютной раковиной. Нектобентосные оксиконовые формы с высокой скоростью возрастания оборотов были редки.

Виды, характеризующие бентопелагическую жизненную форму немногочисленны (8 % от всего таксономического разнообразия).

Характерной тенденцией в развитии сообществ фаменских аммоноидей являлось постепенное увеличение планктонной составляющей и сокращение бентопелагических, а позднее и нектобентосных форм.

Морфологическое, таксономическое разнообразие и экологическая структура сообществ фаменских аммоноидей менялись в значительных пределах, как в течение времени, так и в зависимости от фациальной приуроченности местонахождений (рис. 4. 3, рис. 4. 5).

Местонахождения фаменских аммоноидей Южноуральского региона разделяются на три основные группы по типу сохранности, разнообразию, численности остатков раковин аммоноидей и характеристикам вмещающих пород на территориях: (1) Башкортостана, (2) Западного Казахстана, (3) восточного склона Ю. Урала. Эти типы местонахождений принадлежат к различным структурно-фациальным зонам и разным типам бассейнов. Осадконакопление фаменских аммоноидных фаций в Башкортостане происходило в условиях эпиконтинетального бассейна. Местонахождения фаменских аммоноидей в Западном Казахстане (Актюбинская и Оренбургская области) сосредоточены в полосе отложений глубокой части западного шельфа Уральского океана. Фаменские карбонаты Челябинской области, содержащие значительные скопления раковин аммоноидей, вероятно, сформировались в задуговом бассейне Магнитогорской зоны. Несмотря на географическую разобщенность указанных групп местонахождений и значительную

разницу в литологии вмещающих пород, комплексы фаменских аммоидей в них близки по систематическому составу и значительно отличаются от одновозрастных комплексов Рейно-Герцинской области (Николаева, Богословский, 2005). Вместе с тем, для каждого типа местонахождений была характерна своя экологическая структура сообществ.

Разрезы фамена в *Башкортостане* содержат остатки климениид и гониатитид всех четырех генозон. Отложения генозоны *Cheiloceras* хорошо представлены на реках Басе, Инзере, Ряузяке, Зилиме, Такате, Мендыме, Терекле, Ишикае. Они сложены серыми и светло-серыми слоистыми известняками с большим количеством аммоидей. Нередко совместно с аммоидеями встречаются брахиоподы, трилобиты и кораллы. На рр. Инзере, Басе и в некоторых других точках в основании разреза генозоны залегает пачка аргиллитов и глин с прослойми кремнистых пород и известняков, общей мощностью 3 м (Тяжева, 1961). В средней и верхней частях пачки тонкослоистые серые известняки содержат раковины прямых наутилоидей и аммоидей. Средняя часть генозоны представлена пачкой серых тонкослоистых микритовых известняков, а еще более высокие слои сложены светло-серыми среднеслоистыми известняками со скоплениями аммоидей рода *Cheiloceras*. Во многих соседних районах Башкортостана терригенная пачка в основании генозоны отсутствует, а светло-серые и серые известняки слагают всю генозону и содержат богатую фауну аммоидей и брахиопод. В целом, отложения можно охарактеризовать как мелководные.

Основу комплекса составляют многочисленные аммоидеи рода *Cheiloceras* (*Cheiloceras circumflexum*, *C. subpartitum*, *C. inversum*, *C. globosum dorsatum*, *C. sacculum*, *C. amblylobum*, *Sporadoceras latilobatum* и др). В сообществе преобладают инволютные пахиконовые и дискоконовые нектобентосные формы (55 % видов), в меньшей степени распространены бентопелагические виды (27 %). Планктонные формы составляют 18 % всего видового разнообразия (Рис 4. 5а б). Они

представлены, главным образом, мелкими инволютными раковинами. Реже встречаются дискоконовые формы, с умеренно узким умбо и медленно возрастающими оборотами (*Pseudoclymenia*).

В вышележащих серых и светло-серых слоистых известняках, с прослойми черных известково-кремнистых сланцев и с линзами кремня, встречены многочисленные аммоноидеи генозоны *Prolobites*–*Platyclymenia*, часто совместно с брахиоподами. В целом отложения с аммоноидеями можно охарактеризовать как средне-глубоководные маломощные карбонаты. Общая мощность генозоны от 2 до 9.5 м. Многочисленные аммоноидеи: *Prolobites delphinus*, *Sporadoceras rotundum*, *Platyclymenia tschernyschewi*, *Rectoclymenia* cf. *subflexuosa*, *Protactoclymenia krasnopolksi* из местонахождений на р.р. Тереклы, Ишикай и Сикашты приурочены к карбонатным прослойям (Карпинский, 1869; Чернышев; 1887, Богословский, 1981). В целом комплекс однообразный, резко преобладают плоские раковины *Platyclymenia tschernyschewi*. Средний размер раковин около 25 мм. Остатки не сортированы. Раковины средней степени сохранности, встречаются раковины с остатками тонкой скульптуры, но у большинства не сохранилось терминальное устье, и некоторые раковины несут следы окатанности, что свидетельствует о незначительном переносе.

В этот период значительно сократилось видовое разнообразие (5 видов против 11 в предыдущей генозоне) и изменилась экологическая структура сообщества. Значительно возросла доля планктонных форм, при этом по числу экземпляров основную часть сообщества составляют эволютные плоские раковины климений. Разнообразие нектобентосных форм значительно сократилось, также уменьшилось число бентопелагических (рис. 4.5 в, г). Эти изменения проходили на фоне некоторого углубления бассейна, связанного с усилением трансгрессии, максимум которой приходится на зону *annulata*. Обедненный таксономический состав свидетельствует о неблагоприятных условиях для развития аммоноидей.

В дальнейшем наблюдается еще более значительное сокращение таксономического разнообразия (рис. 4. 5д).

Комплекс генозоны *Clymenia-Gonioclymenia* содержит почти исключительно эволютные раковины *Clymenia laevigata*. Отложения генозоны представлены серыми и светло-серыми, местами кремнистыми известняками с аммоноидеями, часто с брахиоподами, трилобитами, двустворками, кораллами и остракодами (Султанаев, 1973; Кочеткова и др., 1986). В бассейне р. Зиган (см. Наливкин, 1926, 1937, 1945) в отложениях генозоны отмечаются прослои водорослевых известняков, что может свидетельствовать об относительной мелководности бассейна. Иногда аммоноидеи встречаются совместно с брахиоподами.

Самый молодой комплекс (генозона *Kalloclymenia-Wocklumeria*) представлен исключительно планктонными эволютными и инволютными с треугольным навиванием оборотов формами: *Parawocklumeria paradoxa*, *Cymaclymenia evoluta* и *Synwocklumeria baschkirica* (Наливкин, 1945; Султанаев, 1973; Попов, 1975).

Развитие аммоноидей на территории Башкортостана происходило в пределах открытого мелководного карбонатного шельфа. Многочисленные остатки разнообразной бентосной фауны указывают на близость карбонатной платформы или нескольких таких платформ. В некоторых местонахождениях наблюдаются терригенные прослои, свидетельствующие о периодическом привносе обломочного материала. На протяжении раннего фамена в этой части бассейна наблюдается постепенное углубление, сменившее мелководные условия, существовавшие в самом начале фамена. Аммоноидеи гораздо менее разнообразны, чем в Западном Казахстане, в сообществах доминируют один-два эндемичных таксона. Возможно, раковины транспортировались посмертно на незначительные расстояния.

Аммоноидеи *Западного Казахстана* очень многочисленны и разнообразны. Они собраны, главным образом, из карбонатов, содержащих почти исключительно конодонтов и цефалопод и практически никакой бентосной фауны. Присутствуют

многочисленные остатки прямых наутилоидей. Раковины аммоидей формируют огромные скопления, часто образуя сплошные ракушняки, несортированы и неориентированы. На многих раковинах сохранились тонкие структуры - терминальные устья, шипы, кили. Часто сохраняется раковинный слой. В жилых камерах крупных раковин нередко встречаются более мелкие раковины. Все эти тафономические признаки позволяют предположить отсутствие значительного посмертного переноса при захоронении. Эта фауна аммоидей изучалась Кинд (1944), Наливкиной (1953), Богословским (1955; 1960а, б; 1962а, б; 1965; 1975; 1976; 1977; 1979а, б; 1981; 1982; 1983), Николаевой и Богословским (2005). Аммоидеи обнаружены в отложениях киинской свиты (местонахождения - Шийли-сай, Орнектотас-сай, Арал-Тюбе-Бакай, Кия 1, Кия 2 и др.), которая представляет собой кремнисто-глинистую терригенную толщу с прослойями известняков с цефалоподами (Богословский, 1969; Николаева, Богословский, 2005). Известняки неравномерно расслоенные, часто глинистые, с немногочисленным криноидным детритом, включают мелких тонкостенных планктонных остракод, однокамерных фораминифер (*Parathurammina* spp.), единичных *Septaglomospiranella* sp. и многочисленных конодонтов (Ахметшина и др., 2004). Известняки с аммоидеями серые, плотные, местами глинистые, часто переходят в сплошные аммоидные ракушняки.

Сокращенные мощности, состав микрофаций и практически полное отсутствие остатков бентосных организмов, указывает, что осадконакопление происходило в глубокой части шельфа. В большинстве случаев самые разнообразные и многочисленные комплексы аммоидей приурочены к генозонам *Cheiloceras* и *Prolobites-Platyctlymenia*. Число и разнообразие аммоидей заметно уменьшается к верхам фаменского разреза (Рис. 4. 5). Общая мощность отложений не превышает 15-20 м.

Комплекс аммоидей зоны *Cheiloceras* представлен многочисленными видами *Cheiloceras*, *Sporadoceras*, *Dimeroceras* и др. (разрез на р. Арал-Тюбе-Бакай). Вверх по разрезу появляются массовые скопления *Sporadoceras clarkei*, *S. muensteri*, *S. equale*, *Pseudoclymenia pseudogoniatites*. Основу сообществ составляют нектобентосные виды - 47 %, в большинстве случаев имевшие дискоконовую или пахиконовую раковину с умеренной и даже низкой скоростью возрастания оборотов ($W \sim 1,7$). Бентопелагические формы представлены в меньшей степени (19% видов). Планктонные формы гораздо более разнообразны в таксономическом отношении, по сравнению с местонахождениями Башкирии, их общая доля в видовом разнообразии составляет 34% (Рис. 4.5а, б). В основании генозоны они представлены инволютными видами торноцератид, выше по разрезу появляются плоские эволютные *Pseudoclymenia pseudogoniatites*.

Начиная с генозоны *Prolobites-Platyctyenia*, в комплексах аммоидей Западного Казахстана заметно преобладают клименииды (около 80% от общего числа видов). Появление климениид, по-видимому, не было связано с изменениями седиментационной обстановки, поскольку в разрезах на уровне появления первых климениид наблюдается та же литология, нет видимых перерывов. Первые клименииды (роды *Curtoclymenia*, *Platyctyenia*, *Genuclymenia*) появляются после полного вымирания торноцератид рода *Pseudoclymenia*, которые по форме раковины приближались к климениям (плоская эволютная раковина). Одновременно с климениями в комплексах в большом количестве присутствуют характерные планктонные формы - *Prolobites*. Раковина *Prolobites* мелкая, шарообразная, с очень медленно возрастающими оборотами и несет глубокие пережимы, причем последний (терминальный пережим) почти наглухо перекрывает устье.

Наибольшее разнообразие аммоидей приходится на максимум глобальной трансгрессии (зоны *delphinus* и *annulata*), на этом уровне обнаружены огромные скопления *Prolobites delphinus*, *P. nanus*, *Renites striatus*, *Sporadoceras cf. equale*,

Sporadoceras cf. clarkei, S. pisum, Pricella stuckenbergi, Platyclymenia pompeckii, P. cf. subnautilina, Rectoclymenia subplicata, Rectoclymenia roemerri, Genuclymenia aktubensis, G. frechi, Posttornoceras contiguum, Platyclymenia subnautilina, P. valida, Genuclymenia frechi, Trigonoclymenia protacta, T. spinosa, Protoxyclymenia dubia, Genuclymenia sp., плоские ребристые и гладкие климениды Hexaclymenia, Pricella, Rectoclymenia, гладкие пахиконовые торноцератиды Maeneceras, Sporadoceras, Falcitornoceras, Araneites, Nothosporadoceras, Praeglyphioceras, и др. В захоронениях присутствуют как ювенильные, так и взрослые раковины, многие с жилыми камерами. Средний размер раковин - 2.5 - 3 см, а максимальный размер приближается к 25 см. В более высоких отложениях, в таких же известняках встречены Uraloclymenia nodosa, Trigonoclymenia tigra, Pleuroclymenia costata, Protactoclymenia sp., Protoxyclymenia carinata, Sporadoceras discoidale. В генозоне *Prolobites* – *Platyclymenia* происходят кардинальные изменения в экологической структуре сообществ. Основу сообществ (58% видов) составляют планктонные, преимущественно эволютивные формы. Значительно сокращается доля нектобентосных (всего 25% видов) и бентопелагических (17% видов) форм (Рис. 4. 5 в, г). Последние представлены, в основном, пахиконовыми раковинами с узким или умеренно узким умбиликом и низкой скоростью возрастания оборотов. Подобные изменения в структуре сообществ, так же как появление и эволюция климений, очевидно, не могли быть связаны исключительно с углублением бассейна во время трансгрессивной фазы. Вероятно, они представляют собой результат эволюции таксоцена аммоноидей и могут рассматриваться как стадия расцвета сообществ, существовавших в стабильных условиях глубокого шельфа.

В дальнейшем, в генозоне *Clymenia-Gonioclymenia*, численность и разнообразие аммоноидей заметно уменьшается. Преобладают крупные раковины рода *Clymenia*, которые представляют больше половины всего числа раковин. Комплекс включает Rectimitoceras pompeckji, Sporadoceras kiense, Mimimitoceras

liratum, Rectimitoceras kiense, R. cf. substriatum, Progonioclymenia aff. acuticostata, Cymaclymenia barbaraе, Protoxoclymenia rotundata, Cyrtoclymenia angustiseptata, Clymenia laevigata, Discoclymenia cucullata, Renites kiensis, Costaclymenia binodosa, Gonioclymenia levis, Sphenoclymenia sp., Biloclymenia aktubensis, Maeneceras inflexum, Gonioclymenia hoevelensis, Ornatoxoclymenia ornata, Gonioclymenia hoevelensis Wedekind, Sphenoclymenia maxima, Protoxoclymenia pseudoserpentina, Biloclymenia dubia, Kiaclymenia semiplacata и др.

Несмотря на значительное обновление таксономического состава, экологическая структура сообществ в целом не изменилась (Рис. 4, 5). Несколько увеличилось число нектобентосных форм (30% видов против 25% в предыдущей генофазе) за счет сокращения разнообразия бентопелагических. Доля планктонных форм осталась на прежнем уровне. Это можно объяснить стабильными условиями существования аммоноидей, сохранявшимися на протяжении всей генозоны.

В конце фамена, в течение генозоны *Kalloclymenia-Wocklumeria* разнообразие еще более сокращается. Число раковин также значительно уменьшается, они рассеяны по породе (глинистые известняки), имеют плохую сохранность. Основу сообществ составляют планктонные формы (84% видов) (Рис. 4, 5 ж, з). Большая часть видов относится к вновь появившимся воклюмериидам, которые имеют мелкие 1.2 - 2 см в диаметре раковины вздутой, шарообразной формы и треугольное навивание оборотов. Разнообразие и численность космоклиминийд, циртоклиминийд и цимаклиминийд, напротив, сильно сократились. Эта ситуация необычная, поскольку в нижележащих слоях с аналогичной литологией (генозона *Clymenia-Gonioclymenia*) космоклиминийды, циртоклиминийды и цимаклиминийды очень разнообразны (Николаева, Богословский, 2005; Nikolaeva, Bogoslovsky, 2005). Отсутствие представителей этих семейств в комплексе зоны *sphaeroides* в Западном Казахстане резко отличает его от одновозрастных сообществ Великобритании, Германии, Марокко, Польши и Северного Кавказа, где эволюция аммоноидей

продолжалась довольно интенсивными темпами, и воклюмерииды существовали совместно с инволютными цимаклимиидами до самого конца фамена.

Эндемичными для Западного Казахстана были немногие роды климениид, но доля эндемичных видов была значительной на протяжении всего позднего фамена. Кроме того, по сравнению с другими областями Урало-Казахстанского региона бассейн Западного Казахстана сохранял самое высокое разнообразие аммоноидей на протяжении всего фамена. В многообразии форм почти до конца фамена ключевую роль играли планктонные эволютные раковины климениид. В генозоне *Clymenia-Gonioclymenia* пахиконовые, инволютные, узкоумбрикальные клименииды, характеризующие нектобентосную жизненную форму, получили значительно более широкое распространение, чем раньше. В самом конце фамена в планктоне узкие эволютные раковины климениид практически исчезли, уступив место маленьким, вздутым, треугольно завитым раковинам воклюмериид.

Упадок в сообществах аммоноидей в Западном Казахстане в позднем фамене мог быть связан с общим сокращением площадей шельфа в ходе прогрессивной коллизии континентов в районе будущего горного сооружения Урала. Сокращение эпиконтинентальной части бассейна, несомненно, вело к структурным изменениям в сообществах и влияло на пищевые ресурсы цефалопод. Сообщества, почти полностью состоящие из высокоспециализированных форм, не смогли приспособиться к сильно изменившимся условиям среды.

Серия местонахождений фаменских аммоноидей находится на **восточном склоне Урала**, в Верхнеуральском районе, к юго-западу от г. Верхнеуральска. (Карпинский, 1884; Токаренко, 1903; Пэрна; 1914; Богословский, 1969, 1971, 1981; Николаева, Богословский, 2005). Нижняя часть разреза сложена красноватыми известняками с зеленовато-серыми прослойками, с многочисленными раковинами аммоноидей, наутилоидей, с мелкими кораллами, обломками панцирей трилобитов, гастроподами. Более высокие слои представлены светло-серыми и буровато-серыми

плотными, кристаллическими известняками, содержащими богатую фауну брахиопод, двустворок, в меньшей степени гастропод и аммоидей. Основным источником карбоната могли быть локальные поднятия и связанные с ними поселения мелководного бентоса. Эти относительно мелководные отложения, возможно, представляют собой фации заглубленного шельфа островной дуги. Хорошая сохранность раковин аммоидей не предполагает значительного посмертного переноса. Поэтому не исключена возможность того, что одновременное присутствие остатков относительно глубоководных организмов (аммоидей) и мелководного бентоса указывает на то, что материал поступал по подводному конусу выноса с борта карбонатного уступа в зону глубокого шельфа. Аммоидеи характеризуют зоны *Cheiloceras* и *Prolobites-Platyclymenia*.

Комплекс аммоидей зоны *Cheiloceras* разнообразен, включает гониатитиды: *Sporadoceras muensteri*, *Sporadoceras rotundum*, *Dimeroceras mamilliferum*, *Dyscheiloceras latilobus*, множество видов *Cheiloceras* и *Tornoceras*. Как и в других регионах, основу сообществ составляют нектобентосные формы – 61% видов. В меньшей степени представлены бентопелагические (16 %) и планктонные (23%) (Рис. 4. 5 а, б). Подобная структура сообществ, вероятно, определялась относительно мелководными условиями существования аммоидей.

В дальнейшем, в зоне *Prolobites-Platyclymenia* происходило увеличение разнообразия среди планктонных форм (47% видов), главным образом за счет развития эволюционных климений (Рис. 4. 5 в, г). Число нектобентосных и бентопелагических форм напротив, сократилось (45 % и 8 % соответственно). Комплекс состоит из разнообразных видов родов *Prolobites*, *Maeneceras*, *Sporadoceras*, *Pernoceras*, *Protornoceras*, *Kirsoceras*, *Armatites*, *Platyclymenia*, *Cyrtoclymenia*, *Pricella*, *Genuclymenia*, *Rectoclymenia*, *Protoxyclymenia*, характеризующих нижнюю – верхнюю части генозоны *Prolobites-Platyclymenia* зона *delphinus - annulata* и *dunkeri*. Таксономическое разнообразие, увеличившееся в

начале генозоны, в дальнейшем быстро уменьшалось, что, вероятно, было связано с общим сокращением площади шельфа. Аммоиды следующих генозон на этой территории не известны.

В развитии фауны девонских аммоидей Уральского палеобассейна выделяются два крупных этапа с разной спецификой экологической структуры сообществ. Первый из ниххватывает средний фамен - фран и характеризуется: низким таксономическим разнообразием, преобладанием нектобентосных форм (85% видового разнообразия) при незначительном количестве планктонных и практически полном отсутствии бентопелагических видов. Для второго, позднефаменского, этапа характерно высокое таксономическое разнообразие. В сообществах представлены все основные жизненные формы. Основной тенденцией является интенсивное развитие планктонных форм во всех трех отрядах, быстро занявших доминирующее положение в сообществах.

Несмотря на различные условия местообитаний фаменских аммоидей (мелководный шельф вблизи карбонатной платформы, открытый глубоководный шельф и др.), приведшие к формированию различных в экологическом плане сообществ, можно выделить некоторые общие закономерности в развитии фауны аммоидей на данной территории.

1. Самые богатые комплексы происходят из наиболее глубоководных отложений, что свидетельствует о том, что фаменские аммоиды (оба отряда), как и современный *Nautilus*, предпочитали глубоководные зоны моря. Это предположение подтверждается и тем, что в историческом развитии максимум разнообразия в каждом из перечисленных районов находится на эпоху *annulata*, которая глобально характеризовалась максимумом трангрессии (Becker, 1993 и др.). После эпохи сильного затопления, разнообразие и численность аммоидей во всех изученных местонахождениях Уральского региона постепенно снижались.

2. Основной тенденцией в эволюции сообществ аммоидей фамена являлось увеличение планктонной составляющей и сокращение разнообразия бентопелагических, а позднее и нектобентосных форм (Рис. 4.3). Во второй половине фамена, с появлением отряда Clymeniida, доля планктонных видов увеличилась во всех четырех типах местонахождений и составила более 50% видового разнообразия.

3. Увеличение числа планктонных форм, в общем, происходило на фоне трансгрессии, максимум которой приходится на зону annulata. Вместе с тем анализ развития аммоидей Западного Казахстана показывает, что подобные изменения в структуре сообществ, так же как и бурная эволюция климений, не были связаны исключительно с углублением бассейна.

4. Уменьшение общего разнообразия аммоидей к концу фамена было постепенным и постоянным во всех изученных зонах. Маловероятно, что оно было связано исключительно с глобальными эвстатическими колебаниями. Скорее всего, большую роль здесь сыграли локальные тектонические события, вызвавшие уменьшение площади шельфа, традиционно заселенного аммоидеями и возможное сокращение пищевых ресурсов. Вымирание в первую очередь затронуло планктоные эволютивные формы, их видовое разнообразие резко сократилось. В конце фамена преобладали планктонные узкоумбиликальные медленно возрастающие формы. Представители этой морфогруппы оказались, вероятно, наиболее приспособлены к возникшим в конце фаменского века неблагоприятным условиям.

На рубеже девона и карбона в развитии аммоидей отмечается глубокий кризис, который принято связывать с масштабной регрессией, отмечающейся во многих областях земного шара и сопровождавшейся развитием кратковременных аноксийных условий (так называемое хангенбергское событие). В результате массового вымирания рубеж девона и карбона перешли единичные виды

имитоцератид – инволютные, узкоумбиликальные формы с низкой и умеренной скоростью возрастания обротов, представители нектобентосной и планктонной (П-2) жизненной формы.

4.3.4. Миссисипий (ранний карбон).

Турнейский век.

В отложениях Урала и сопредельных территорий Пай-Хоя присутствуют аммоноидеи, вероятно, всех генозон (здесь использованы европейские зоны) турне: *Eocanites* – *Gattendorfia*, *Goniocyclus* – *Protocanites*, *Pericyclus* – *Progoniatites*, *Fascipericyclus* – *Ammonellipsites*. Поскольку граница турне и визе обоснована по формаминиферам, она делит аммоидную генозону *Fascipericyclus* – *Ammonellipsites* на две части. Но, по мнению большинства специалистов по аммоидиям, фаза *Fascipericyclus* – *Ammonellipsites* представляет единый этап в эволюции группы и не подразделяется на турнейский и визейский подэтапы, поэтому мы рассматриваем эту фазу целиком в данном разделе. Степень изученности комплексов различна. Коллекции аммоидей насчитывают более 750 экземпляров, хранящихся в ПИН РАН г. Москва, ЦНИГР-музее ВСЕГЕИ, кафедре палеонтологии СПб ГУ. Систематический состав аммоидей изучался многими авторами (Либрович, 1941; Балашова, 1953; Кузина, 1971, 1973, 1974, 1980, 1983, 2000; Кузина, Коновалова, 2004; Попов, 1975; Кузина, Попов, 1997, и др.).

Турнейский комплекс аммоидей состоит из 54 видов 31 рода и 7 семейств. Область параметров W, D, S ограничена значениям D = 0,02 – 0,4; W = 1,54 – 2,7. S = 0.35 – 2.4. В целом, для сообществ турнейских аммоидей характерно преобладание инволютных пахиконовых и субдискоконовых нектобентосных форм (49% видов). В меньшей степени присутствуют сфероконовые и пахиконовые инволютные формы с узким или средним умбиликом - бентопелагические (27%). Эволютные и инволютные планктонные формы составляют 24 % видов (Рис. 4. 6). Разнообразие

аммоноидей оставалось низким на протяжении всего века и только в самом конце турне несколько возросло (Рис. 4. 3б).

Ранне- и среднетурнейское время не было благоприятным для развития аммоноидей на территории Уральского бассейна. Наиболее древние, раннетурнейские, аммоноидеи известны из местонахождений на территории Западного (местонахождение Берчогур) Казахстана (Кузина, 1985). Комплекс состоит из немногочисленных слабо скульптированных, инволютных, узкоумбиликальных видов: *Aquitimitoceras subbilobatum*, *A. carinatum*, *A. mugodzarensis*, *A. yatskovi*, *A. pulchrum*, *Rectimitoceras aff. substriatum*, *R. bertchogurense*. Аммоноидеи образуют небольшие линзовидные скопления, которые происходят из желтовато-серых, глинистых, слоистых известняков, формировавшихся в условиях относительно мелководного шельфа (Кузина, 1985, Barskov et al., 1984). Остатки их удовлетворительной сохранности, раковинный слой сохраняется фрагментарно. Размер раковин в среднем 12 – 25 мм. Особенности захоронения и сохранность аммоноидей позволяет предположить существование значительного посмертного переноса. Совместно с аммоноидеями найдены конодонты и редкие брахиоподы. Сообщество аммоноидей составляют немногочисленные виды, характеризующие нектобентосную и, в меньшей степени, планктонную (1 вид) жизненные формы. Подобная структура, по-видимому, свойственна посткризисной или кризисной фазе развития сообществ.

Единичные находки среднетурнейских аммоноидей, так называемая фауна с *Goniocyclus*, известны на территории западного склона Южного (Оренбургская обл.) и Приполярного Урала (Кузина, Попов, 1997). На Южном Урале аммоноидеи найдены в терригенно-карbonатных отложениях р. Камсак. Комплекс содержит виды: *Goniocyclus subtilis*, *G. dombarovensis*, *G. vodoresovi*, *Muensteroceras modestum*, *Aquilonites uralensis*, *Gattendorfia uralica*, характеризующие преимущественно нектобентосную и, в меньшей степени, бентопелагическую жизненную форму.

На *Приполярном Урале* аммоноиды этого возраста происходят из глинисто-карбонатных отложений (р. Вангыр), формировавшихся в условиях верхней части склона глубоководной шельфовой впадины. Совместно с аммоноидеями в осадках присутствуют конодонты и остракоды глубоководного типа (Соболев, 2005; Кузина, Соболев, 2005). Аммоноиды представлены отпечатками, комплекс содержит исключительно виды рода *Goniocyclus*, представители которого имеют пахиконовую узкоумбиликальную скульптурованную раковину со средней или высокой скоростью возрастания оборотов, характерную для нектобентосной жизненной формы.

В начале позднего турне (зона *Pericyclus-Progoniatites* = русской зоне *Protocanites – Pericyclus*) аммоноиды также были очень редки на территории Урала. С некоторой долей условности к этой зоне можно отнести единичные экземпляры рода *Pericyclus*, которые известны из глубоководных глинисто-кремнисто-карбонатных толщ карской свиты на восточном склоне хребта Пай-Хой (Kusina, 1999).

В конце позднего турне – начале визе (зона *Fascipericyclus – Ammonellipsites*) таксономическое и морфологическое разнообразие аммоноидей значительно возросло (Рис. 4.3). Появились новые морфотипы среди бентопелагических и нектобентосных форм, что было связано с появлением новых родов в семействах *Muensteroceratidae*, *Intoceratidae*, *Prolecanitidae*, *Kozhimitidae* и *Pericyclidae*.

Местонахождения аммоноидей зоны *Fascipericyclus – Ammonellipsites* известны на территории западного склона Южного и Приполярного Урала и восточного склона Пай-Хоя. Самый разнообразный комплекс аммоноидей был найден в северной части Уральского палеобассейна, на западном склоне Приполярного Урала (бассейн р. Кожим). Аммоноиды встречены в известковистых и углистых аргиллитах с многочисленными конкрециями сидерита, которые накапливались в относительно глубоководных обстановках борта внутришельфовой впадины. Совместно с аммоноидеями встречены прямые и свернутые наутилоиды,

редкие членики криноидей и остракоды глубоководного типа (Соболев, 2005).

Комплекс включает виды родов *Dzhaprakoceras*, *Muensteroceras*, *Intoceras*, *Aquilonites*, *Hammatocyclus* и др. Основу сообщества образуют нектобентосные (48 % видов) и бентопелагические формы (30% видов). Планктонные виды составляют 22% (Рис. 4.7). Аммоидеи найдены в конкрециях сидерита и, как правило, представлены ядрами. Раковинный слой и жилые камеры не сохраняются в большинстве случаев. Раковины несут следы растворения и окатанности, что свидетельствует о возможности посмертного переноса.

Аммоидеи, найденные на восточном склоне хребта Пай-Хой, в бассейнах рр. Кара и Силовая Яха происходят из глинисто-кремнисто-карбонатных отложений с фосфоритовыми конкрециями, формировавшимися на внешней, глубоководной части шельфа или в верхней части склона. Виды *Eurites latus*, *Ammonellipsites nikitini*, *Ortocyclus polaris*, *Muensteroceras hibernicum* и др. характеризуют преимущественно бентопелагическую (80% видов) и нектобентосную жизненную форму.

На Южном Урале позднетурнейские – ранневизейские аммоидеи зоны *Fascipericyclus* – *Ammonellipsites* развивались в более мелководных условиях шельфовой зоны. Они известны по редким находкам в карбонатных (краевых частях биогермных структур) и терригенно-карбонатных отложениях на западном (бассейны р. Зилим и р. Таналык) склоне (Попов, 1975). Комплекс аммоидей обеднен по сравнению с североуральским и представлен видами *Fascipericyclus fasciculatus*, *Pericyclus princes*, *Muensteroceras sp.*, *Ortocyclus worki*, *Polaricyclus riley*, характеризующими в основном бентопелагическую (32% видов) и нектобентосную (47 %) жизненные формы. Присутствуют также редкие эволютные и инволютные планктонные виды (Рис. 4.7).

Анализируя развитие аммоидей в турнейское время, можно выделить некоторые общие закономерности.

1. Так же, как и в позднем девоне, турнейские аммоноиды предпочитали глубоководные области внешнего шельфа: наиболее многочисленные по числу экземпляров и разнообразные в таксономическом отношении комплексы аммоноидей приурочены к глубоководным терригенным отложениям севера Урала.

2. Особенностью турнейских сообществ является преобладание в них нектобентосных (49%) и в меньшей степени бентопелагических (27%) видов при незначительном разнообразии планктонных форм.

3. В развитии сообществ аммоноидей Уральского бассейна, так же, как в фаменское время, выделяется два крупных этапа: раннетурнейский (зона *Eocanites* – *Gattendorfia*) и более поздний, охватывающий интервал от среднего турне до раннего визе. Для каждого из этих этапов, разделенных кризисом, свойственна своя морфологическая и экологическая структура сообществ. Для первого этапа характерно обеднение морфологического разнообразия (только инволютные формы) с преобладанием нектобентосных и незначительным развитием планктонных видов. Доминировали имитоцератиды с нерасчлененной вентральной лопастью. Особенностью уральских сообществ на этом этапе является отсутствие эволютных форм из отряда Prolecanitidae (род *Eocanites*), широко распространенных в более глубоководных отложениях Рейно-Герцинского бассейна, Северной Африки, Памира. Характерной чертой большинства аммоноидных сообществ раннего турне является слабое развитие придонной составляющей, что, вероятно, объясняется редукцией этих экотипов во время кризиса на рубеже девона и карбона.

Отличительной чертой второго этапа является появление и развитие гониатитид с двураздельной вентральной лопастью. В это время формируются сообщества с повышенным разнообразием нектобентосных и бентопелагических форм и незначительной долей планктонной составляющей. Возрастание морфологического разнообразия было в значительной степени связано с быстрой

эволюцией скульптированных форм сем. Pericyclidae, а также с появлением оксиконовых, узкоумбиликальных форм в сем. Intoceratidae. Перициклиды среди других семейств были не только наиболее разнообразны в таксономическом отношении (16 видов, 8 родов) но и представлены в различных морфотипах и жизненных формах. Это указывает на высокую степень дифференциации уральских перициклив, что согласуется с общей тенденцией развития группы, которая в конце турнейского времени испытывает расцвет.

Визейский век.

Аммоноидеи характеризуют все генозоны визейского яруса. Они происходят из различных местонахождений на Новой Земле, Приполярном, и Южном Урале. Эта фауна изучалась Л. С. Либровичем (1938), В. Е. Руженцевым (1949а, б, 1958, 1966; Руженцев, Богословская, 1971), М. Ф. Богословской (1966), Л. Ф. Кузиной (1974, 1980, 1983, Кузина, Коновалова, 2004), Кузиной и С. В. Яцковым (1990, 1999), В. А. Коноваловой (2004) и др. Коллекции насчитывают более 20 000 экземпляров, хранящихся в ПИН РАН, ЦНИГР-музее ВСЕГЕИ, на кафедре палеонтологии СПб ГУ.

Комплекс заметно богаче турнейского: 86 видов, 38 родов и 17 семейств. Морфологическое поле значительно увеличилось по сравнению с турнейским и ограничено значениями $D = 0,01 - 0,6$; $W=1,31 - 2,8$, $S = 0,35 - 3,1$. В целом, основу сообществ визейских аммоноидей составляют пахиконовые, дискоконовые или оксиконовые, узкоумбиликальные нектобентосные (47% видов) и бентопелагические – около 30 % виды (Рис. 4. 8). Численность планктонных форм оставалась незначительной на протяжении большей части визейского времени. Только в терминальном визе их доля в сообществах возросла до 27 % видов. Видовое разнообразие среди планктонных форм постепенно увеличивалось к концу века, тогда же появились и получили широкое распространение новые планктонные

морфотипы – виды с латиконовыми и апертиконовыми раковинами, принадлежащие новому надсемейству Neoglyphiocerataceae.

Конец турнейского – начало визейского века ознаменовались на территории Уральского бассейна развитием крупной регрессии, достигшей своего максимума к концу раннего визе (Alekseev et al., 1996; Пучков, 2000; Соболев, 2005 и др.). Усиление регрессии, вызвавшей сокращение площадей внешнего шельфа, привело к практически полному вымиранию аммоидей на всей территории. В первую очередь вымирание затронуло специализированные планктонные и бентопелагические формы, позднее произошло сокращение численности нектобентосных форм.

Разнообразие аммоидей и структура сообществ заметно изменились на протяжении визейского времени (Рис. 4.3).

Сообщества ранневизейских аммоидей (зона *Bollandites-Bollardoceras*) унаследовали структуру позднетурнейских. Их местонахождения известны в основном на территории Приполярного Урала и Новой Земли. На **Приполярном Урале** аммоидиа происходят из терригенных отложений, формировавшихся на склонах внутришельфовой впадины (Соболев, 2005). Основу сообществ (73 % видов) составляли пахиконовые и субдискоконовые, узкоумбиликальные нектобентосные виды родов *Dzhaprakoceras*, *Beyrichoceratoides*, *Bollardoceras* (сем. *Muensteroceratidae* и *Maxigoniatitidae*) и в меньшей степени дискоконовые формы сем. *Intoceratidae* и *Girtyoceratidae*. Эволюционные планктонные (сем. *Nomismoceratidae*, *Pericyclyidae*) и бентопелагические формы были представлены в меньшей степени (16% и 11% соответственно) (Рис. 4. 9). Их находки приурочены к относительно глубоководным отложениям. По мере заполнения внутришельфовой впадины и обмеления бассейна в разрезе отмечается сокращение таксономического и морфологического разнообразия аммоидей.

На Новой Земле небольшой комплекс ранневизейских аммоноидей известен из глубоководных отложений милинской свиты. Аммоноидеи найдены в темно-серых мелкозернистых известняках с редкими прослойками и стяжениями кремней с радиоляриями, формировавшихся на склонах и дне глубоководной впадины (Кузина, Яцков, 1999; Соболев, Матвеев, 2002).

На рубеже раннего и позднего визе отмечается обновление всего таксономического состава комплексов аммоноидей.

Начиная со второй половины визе регрессия на территории Уральского палеокеана сменилась трансгрессией. Общее углубление бассейна привело к формированию площадей внешнего шельфа, удаленных от источников сноса терригенного материала, с карбонатной седиментацией на относительно небольших глубинах, которые заселялись аммоноидеями. На территории Южного Урала, в северной части Уральского бассейна и его продолжения (Новая Земля) аммоноидеи развивались в различных условиях, поэтому, несмотря на значительное число общих родов и видов, для каждого из этих регионов была характерна своя морфологическая и экологическая структура сообществ, которая менялась на протяжении изученного временного интервала.

Наиболее богатые местонахождения поздневизейских аммоноидей известны из отложений западного склона **Южного Урала**, расположенных на территории Оренбургской и Актюбинской обл. Аммоноидеи происходят из светло-серых микритовых известняков, выделенных Руженцевым и Богословской (1971) в особый тип разреза «домбарского известняка». Совместно с аммоноидеями найдены многочисленные остатки криноидей и бентосной фауны двустворок, гастропод, трилобитов, ругоз, брахиопод, а также остракод глубоководного тюрингского типа и конодонтов. Формирование морфологического и таксономического разнообразия аммоноидей шло постепенно.

В генофазе *Beyrichoceras* – *Goniatites* в комплексах преобладали нектобентосные формы с пахиконовыми и дискоконовыми инволютными и полуинволютными раковинами (Рис. 4.3, 4.10). Типичными представителями этих морфогрупп являются виды родов *Beyrichoceras*, *Lusitanoceras*, *Goniatites*, *Girtyoceras* и *Pronorites*. Также были широко распространены виды со сфероконовой или субсфероконовой инволютной раковиной, относимые к бентопелагической жизненной форме. Их массовое появление связано с развитием рода *Goniatites* (*Goniatites sphaeroides*, *G.shymanskyi*). В меньшей степени были распространены эволютные узкие раковины сем. *Prolecanitidae*, *Nomismoceratidae*, относимые к планктону. Данная структура комплекса, по-видимому, отражает начальные стадии восстановления разнообразия сообщества.

В генофазе *Hypergoniatites* – *Ferganoceras* происходит быстрое увеличение морфологического и таксономического разнообразия аммоидей. Огромные скопления их раковин найдены в ассоциации с многочисленными криноидеями, конодонтами и редкой фауной гастропод, двустворок, трилобитов и др. (Руженцев, Богословская, 1971). Раковины представлены различными возрастными стадиями, хорошей сохранности, без следов окатанности, многие со следами тонкой скульптуры. Остатки аммоидей происходят из криноидных или микритовых афанитовых известняков. Литология пород, бедность остатков типично мелководных организмов (кораллов, брахиопод, водорослей, фораминифер), предполагают, что осадконакопление происходило на внешней, глубоководной части шельфа. С этим согласуется присутствие многочисленных криноидей, для поселения которых участки дна со стеногалинными условиями и хорошей циркуляцией, характерные для шельфовой зоны, были оптимальными (Krammer, Ausich, 2006). Тем не менее, в данном случае идеальная модель карбонатного шельфа (Ahr, 1973, 1998) была, по-видимому, осложнена сильной дифференциацией морского дна, отражающей продолжающуюся тектоническую эволюцию Южного Урала (Пучков, 2000).

Территории, заселенные криноидеями и аммоноидеями, вероятно, были полуизолированы от соседних участков мелководья, населенных кораллами и брахиоподами. Вероятно, это были затишные участки морского бассейна, вблизи или на окраинах полупогруженных поднятий (Николаева, 2006).

Для сообществ характерно преобладание аммоноидей с субсфероконовой и пахиконовой, слабо скульптированной раковиной с медленно возрастающими оборотами, не способных к активному плаванию. Основу комплексов, как по таксономическому разнообразию, так и по числу особей составляют бентопелагические (32% видов) и планктонные формы (27%) семейств Goniatitidae, Neoglyphioceratidae, Cravenoceratidae, Delepinoceratidae, Ferganoceratidae, Rhymnoceratidae и др. (Рис. 4.11). Нектобентосные формы также разнообразны (41 % видов), но большинство видов, входящих в эту жизненную форму, в комплексах представлены небольшим числом раковин. К ней относятся виды родов Kazakhoceras, Arcanoceras, Megapronorites, сем. Girtyoceratidae, Dimorphoceratidae, Goniatitidae, Agathiceratidae, Prolecanitidae и др.

Увеличение числа бентопелагических форм связано, главным образом, с быстро эволюционировавшим семейством Goniatitidae и надсемейством Neoglyphiocerataceae. Появление последнего является одним из наиболее значительных эволюционных событий в конце визейского века. С его развитием связано также увеличение морфологического разнообразия среди планктонных форм. Представители этого надсемейства (семейства Cravenoceratidae и Neoglyphioceratidae) образуют два новых планктонных морфотипа - латиконовые и апертиконовые, широкоумбиликальные раковины. Эти морфотипы оказались настолько успешными, что во многом определили морфологический облик позднекаменноугольных и раннепермских сообществ.

Развитие аммоноидей генофаз *Beyrichoceras* – *Goniatites* и *Hypergoniatites* – *Ferganoceras* на западном склоне Южного Урала проходило в сходных условиях.

Преобразования в сообществах аммоидей, по-видимому, не были обусловлены кардинальными абиотическими изменениями среды (смена режима осадконакопления, повышение – понижение уровня моря и т. п.) и могут отражать последовательные стадии развития сообщества: а) становления морфологического разнообразия; б) радиации и освоения новых экологических ниш.

На восточном склоне Урала (разрез Верхняя Кардаиловка) развитие визейских аммоидей проходило в более глубоководных обстановках, на что указывают находки радиолярий, глубоководных остракод и состав литофаций (Пазухин, Горожанина, 2002; Пазухин и др., 2002). Комплекс аммоидей здесь очень бедный, представлен бентопелагическими и планктонными формами.

На *Севере Урала и Новой Земле* поздневизейские аммоидеи также существовали на территории внешнего края карбонатного шельфа, но развивались в существенно более мелководных условиях. На Приполярном Урале они приурочены к биогермным структурам типа уолсортских холмов тиховодных склонов (Антошкина, 2003; Коновалова, 2004; Skompski et al., 2001). Аммоидеи найдены в карбонатных отложениях совместно с обильной бентосной фауной брахиопод и пелеципод, местами образующих линзовидные скопления, с гастроподами, мшанками, кораллами, трилобитами (Коновалова, Соболев, 2005). Присутствуют многочисленные остатки фораминифер и водорослей. Аммоидеи местами образуют линзовидные скопления (цефалоподовые ракушняки) и представлены целыми раковинами широкого размерного спектра. В комплексе преобладают сфероконовые и пахиконовые бентопелагические и дискоконовые нектобентосные формы: *Goniatites olysysa*, *Lusitanoceras kusinae*, *L. nadotense*, *Kazakhoceras hawkinsi*, *Girtyoceras kazakhorum* и др.

Верхневизейские аммоидеи на островах Новой Земли найдены в отложениях милинской свиты и Горбовского рифогенного массива, формирование которых происходило в различных условиях. Милинская свита сложена

преимущественно карбонатными, мелкозернистыми, пелитоморфными, кремнистыми известняками с редкими прослойками глинисто-кремнистых известняков и доломитов, редкой фауной аммоидей, конодонтов и фораминифер. Накопление верхневизейских отложений происходило, вероятно, в условиях склона и дна глубоководной впадины (Платонов, Черняк, 1982; Schecoldin et al., 1994, Соболев, Матвеев, 2002).

Комплекс аммоидей включает бентопелагические (56% видов), нектобентосные (31%) и единичные планктонные формы. Аммоидеи также найдены в биогермных известняках Горбовского рифогенного массива (о-в Берха). Каркас рифа составляют водорослевые и кораллово-водорослевые известняки, местами переполненные фауной. Аммоидеи найдены в ассоциации с типично мелководной бентосной фауной: гастроподами, брахиоподами, гигантскими ругозами, фузулинидами и др. (Кузина, Яцков, 1999). Сообщества аммоидей из биогермных отложений бедны в видовом отношении, основу их составляют сфероконовые, пахиконовые и оксиконовые бентопелагические и нектобентосные формы семейств Goniatitidae, Berkhoceratidae, Girtyoceratidae. Офиоконовые планктонные формы (*Nomismoceras*) редки и встречаются только в более глубоководных отложениях милинской свиты.

В целом, таксономическое разнообразие аммоидных комплексов верхнего визе северной части Уральского бассейна невелико. В сообществах преобладают виды, характеризующие нектобентосную жизненную форму (54% видов). Бентопелагические формы также довольно разнообразны (28 %), в то время как виды, представляющие планктонный экотип, немногочисленны (18%) (Рис. 4.10).

В эволюции визейских сообществ аммоидей Урала можно выделить два этапа, разделенных кризисом, который был вызван сильной регрессией, охватившей территорию Уральского бассейна и связанную с ним область Русской платформы и Прикаспия на рубеже раннего и позднего визе (Alekseev et al., 1996 и др.).

Ранневизейские сообщества аммоидей развивались в тех же обстановках, что и позднетурнейские, и сохраняли близкую к ним экологическую и морфологическую структуру (Рис. 4.7, 4.9). Они были распространены, в основном, в северной части бассейна. На протяжении раннего визе наблюдается быстрое вымирание аммоидей и сокращение морфологического разнообразия.

Вторая половина визейского времени характеризуется полной сменой комплексов аммоидей и существенной перестройкой в сообществах, развивающихся в более мелководных обстановках, по сравнению с турнейскими и фаменскими. В это время происходят увеличение разнообразия и быстрая эволюция среди плохо плавающих, бентопелагических и планктонных форм. Появляются и получают широкое распространение апертиконовые и латиконовые формы, что связано с возникновением надсемейства *Neoglyphiocerataceae*. Вместе с тем происходит сокращение разнообразия среди нектобентосных, способных к более активному плаванию, форм. В это время для крупных таксонов (семейств или даже надсемейств) характерен один морфотип или морфологическая группа, в отличие от турне, где представители ряда семейств (Pericyclidae, Gattendorfiidae) входили в различные морфогруппы. Эта особенность может свидетельствовать о высокой степени специализации групп, т. е. высокой стадии развития сообществ.

Проведенный анализ комплексов аммоидей западного склона Южного Урала выявляет последовательные стадии в развитии сообществ, не связанные с кардинальными изменениями среды обитания: а) становления разнообразия, б) радиации и освоения новых экологических ниш. На этой стадии происходило возникновение новых крупных таксонов и появились новые морфологические типы, определившие в дальнейшем облик серпуховских сообществ аммоидей.

Серпуховский век.

На территории Урала аммоидеи характеризуют две генозоны серпуховского яруса: *Uralopronorites* – *Cravenoceras* и *Fayettevillea* – *Delepinoceras*. Самые богатые

местонахождения серпуховских аммоидей известны на территории Южного Урала (западный склон). На восточном склоне Южного Урала аммоидеи описаны с территории Челябинской области (разрез Верхняя Кардаиловка). Кроме этого, аммоидеи найдены на о-ве Берха (архипелаг Новая Земля). Коллекции аммоидей насчитывают более 32 000 экземпляров, хранящихся в ПИН РАН, ЦНИГР-музее ВСЕГЕИ, на кафедре палеонтологии СПб ГУ. Систематический состав фаун серпуховских аммоидей изучался Руженцевым (1947а, б, 1949а, б, 1956а, 1958, 1965 и др.), Либровичем (1941, 1957), Руженцевым и Богословской (1971), Кузиной, Яцковым (1990, 1999), Nikolaевой, Коноваловой (Пазухин и др., 2002) и др.

В серпуховское время таксономическое разнообразие аммоидей значительно возросло по сравнению с визейским. Серпуховский комплекс включает 121 вид, 53 рода, 19 семейств.

Морфологическое разнообразие аммоидей этого века также весьма велико. Область значений параметров W, S, D охватывает интервал: D = 0,01 – 0,6; W = 1,26 – 3,27 S = 0,34 – 1,81. Бентопелагические сфероконовые и кадиконовые формы с узким и умеренно узким умбиликом составляли 32% видового разнообразия. Нектобентосные (30% видов) были представлены в основном пахиконовыми и дискоконовыми раковинами, в то время как оксиконовые и платиконовые формы с быстро возрастающими оборотами были менее распространены. Планктонные формы были весьма разнообразны, как таксономически так и морфологически, и составляли 38% видов в сообществах. В целом, экологическая структура сообществ серпуховских аммоидей близка к поздневизейской (Рис. 4.12). Несколько возросло разнообразие среди планктонных форм за счет радиации надсем. Neoglyphiocerataceae, прежде всего, семейств Cravenoceratidae и Neoglyphioceratidae. Одной из тенденций в развитии планктонной составляющей сообществ является увеличение числа видов, обладавших широкой платиконовой или апертиконовой широкоумбиликальной раковиной, а также появление карликовых (не более 20 мм в

диаметре) инволютных видов. Характерной особенностью так же стало появление среди бентопелагических форм разнообразных кадиконовых и субкадиконовых раковин во второй половине серпуховского века в связи с появлением сем. *Glaphyritidae* и *Stenoglapphyritidae*.

На рубеже визе и серпухова не возникло новых таксонов высокого ранга и новых морфотипов. Вместе с тем, для генофазы *Uralopronorites* – *Cravenoceras* характерно увеличение видового и родового разнообразия, в особенности среди неоглифиоцератид (9 новых родов), которые получают повсеместное распространение.

Морфологическое и таксономическое разнообразие аммоидей оставалось высоким на протяжении всего серпуховского яруса, достигая максимума в раннем серпухове (генозона *Uralopronorites* – *Cravenoceras*). Максимум видового разнообразия совпадает с трансгрессией, отмечавшейся в начале серпуховского века на территории Урала. В конце серпуховского яруса таксономическое разнообразие несколько сократилось. Последнее было вызвано, вероятно, сокращением площадей шельфа в ходе начавшейся регрессии, максимум которой приходится на конец серпуховского – начало башкирского веков (Пазухин, Кулагина и др., 2002).

Местонахождения аммоидей можно разделить на 3 группы, различающиеся по составу комплексов и характеру вмещающих отложений: 1. Западный склон Южного Урала, 2. Восточный склон Южного Урала, 3. Новая Земля.

На западном склоне Южного Урала (Актюбинская, Оренбургская обл.) сообщества серпуховских аммоидей существовали в условиях внешнего глубокого шельфа. Их находки известны из тех же «домбарских известняков», что и более древний комплекс генозоны *Hypergoniatites* – *Ferganoceras*. В целом они сохранили основные тенденции развития поздневизейских. Основу сообществ составляют бентопелагические (29% видов) и планктонные (33 % видов) формы (Рис. 4.13 а, б). Разнообразие планктонных форм несколько возросло, главным образом, в результате

появления новых родов и видов в семействах Rhymnoceratidae, Neoglyphioceratidae и, особенно, в семействе Cravenoceratidae. Его представители занимают доминирующее положение, как по видовому разнообразию, так и по числу особей среди планктонных форм. В сем. Girtyoceratidae, представители которого относятся преимущественно к нектобентосной жизненной форме, возник род *Tumulites*. Виды этого рода обладают субсфероконовой раковиной, характерной для бентопелагических форм. Продолжало медленно сокращаться разнообразие нектобентосных форм, большая часть которых представлена видами, перешедшими из вида.

Изменения в сообществах аммоидей раннего серпухова западного склона Южного Урала, по-видимому, были вызваны внутренними факторами, поскольку в это время в разрезах не зафиксировано литологических изменений. Они могут рассматриваться как очередная стадия развития сообществ - фаза расцвета сообщества, для которой характерно максимальное видовое и морфологическое разнообразие.

Начиная со второй половины серпуховского времени, на территории западного склона Уральского бассейна происходило падение уровня моря, вызванное усилением процессов орогенеза (Пучков, 2000). Одновременно отмечается похолодание. Эти факторы оказали, по-видимому, неблагоприятное воздействие на аммоидей, разнообразие которых сократилось почти вдвое. Аммоидей позднего серпухова происходят из светло-серых, микрозернистых и пелитоморфных, органогенно-обломочных, криоидных или комковатых, брекчевидных темно-серых известняков с включениями кремней. В отдельных местонахождениях в ассоциации с аммоидеями встречены двустворчатые моллюски, брахиоподы, трилобиты, криоиды (Руженцев, Богословская, 1971). Основу комплексов составляют кадиконовые, субсфероконовые и пахиконовые бентопелагические (41% видов) формы, представленные видами вновь появившихся семейств Glaphyritidae,

Stenoglaphyritidae, *Ramositidae*, и новых родов, возникших в сем. *Agathiceratidae*, *Delepinoceratidae* и др. Разнообразие планктонных форм несколько сократилось (26 % видов). Среди них произошло значительное обновление таксономического состава. Исчезли латиконовые широкоумбиликальные формы. Сократилось число нектобентосных форм (32%) (Рис 4.13 в, г). Несмотря на то, что они были достаточно разнообразны в видовом отношении, большинство видов в сообществах представлено, как правило, небольшим числом экземпляров.

На Восточном склоне Урала (Верхняя Кардаиловка) развитие аммоноидей проходило в более глубоководных обстановках внутреннего склона карбонатной платформы. В раннем серпухове на этой территории отмечается некоторое обмеление бассейна и формирование отдельных мелких мшанково-серпуловых биогермных построек (Пазухин, Кулагина и др., 2002). Комплекс раннесерпуховских аммоноидей обеднен по сравнению с комплексом «домбарского известняка», но более разнообразен, чем найденный в подстилающих отложениях верхневизейский. Основу таксономического разнообразия сообществ составляют планктонные виды (54% видов) семейств *Cravenoceratidae*, *Rhymnoceratidae*, *Neoglyphioceratidae*, *Prolecanitidae*; остальная часть сообщества представлена бентопелагическими и нектобентосными формами (Рис. 4.13 а, б). Несмотря на высокий процент видового разнообразия планктонных форм, число их раковин в комплексах очень невелико, и в количественном отношении доминирующую роль в сообществах играли бентопелагические формы.

Во второй половине серпуховского времени на данной территории отмечается углубление бассейна (Кулагина и др., 2001). Комплекс аммоноидей гораздо более разнообразен, по сравнению с раннесерпуховским (27 видов против 11 соответственно). Основу его составляют бентопелагические (40% видов) и планктонные (26% видов) виды семейств *Agathiceratidae*, *Delepinoceratidae*, *Cravenoceratidae*, *Fayettevilleidae*, *Glaphyritidae*, *Stenoglaphyritidae* и др.

Нектобентосные формы (сем. *Girtyoceratidae*, *Pronoritidae*, *Agathiceratidae* и др.) составляют 34% видового разнообразия (Рис. 4.13 в, г).

Новая Земля.

Сообщество аммоидей Новой Земли развивалось на протяжении всего серпухова в условиях мелководного биогермного массива, существовавшего с позднего визе и завершившего свое развитие в конце башкирского века. В раннем серпухове разнообразие аммоидей значительно возросло. Несмотря на существенное обновление таксономического состава и сокращение разнообразия (23 вида и 14 соответственно), на рубеже раннего и позднего серпухова, экологическая структура сообществ аммоидей не претерпела изменений (Рис. 4.13). Основу комплексов в равной степени составляют пахиконовые, субсфероконовые и кадиконовые узкоумбиликальные бентопелагические и широкоумбиликальные апертиконовые и латиконовые планктонные формы (37 % и 38% видов соответственно). Они представлены видами семейств *Cravenoceratidae*, *Goniatitidae*, *Glaphyritidae*, *Fayettevilleidae*, *Delepinoceratidae* и др. Нектобентосные формы также достаточно разнообразны (27% видового разнообразия) и представлены оксиконовыми, дискоконовыми и в меньшей степени пахиконовыми узкоумбиликальными формами семейств *Berkhoceratidae*, *Dimorphoceratidae*, *Girtyoceratidae* и др. (Рис. 4.13).

Для комплексов серпуховских аммоидей Новой Земли характерна высокая степень эндемизма на уровне видов (32 вида из 37, более 80%), обедненное таксономическое (на уровне видов и особенно родов) и морфологическое разнообразие, значительное число раковин, характеризующих нектобентосную жизненную форму. Среди планктонных форм преобладают апертиконовые раковины, в то время как офиоконовые и латиконовые очень редки, а планктонные инволютные мелкие формы, достаточно распространенные в сообществах Южного Урала, отсутствуют.

Несмотря на то, что развитие серпуховских аммоноидей проходило в удаленных друг от друга частях бассейна, можно выделить следующие общие закономерности.

1. Основной тенденцией в эволюции сообществ являлось увеличение таксономического и морфологического разнообразия планктонных и бентопелагических форм, которые играли в сообществах доминирующую роль. Среди последних во второй половине серпуховского яруса возросло число видов с кадиконовой раковиной, в основном за счет появления новых семейств *Glaphyritidae*, *Stenoglaphyritidae*. Таким образом, в серпуховское время происходило усиление специализации в планктонном и бентопелагическом сегменте сообщества. Доля нектобентосных форм незначительно сокращается на протяжении серпуховского времени. Так же, как и в позднем визе, большинство семейств характеризуют один морфотип или морфологическую группу, т. е. представляют какую-либо одну жизненную форму.

2. Сообщества аммоноидей серпуховского яруса на Урале продолжали развитие поздневизейских и существовали в сходных условиях. На рубеже визе и серпухова не возникло новых крупных таксонов и новых морфотипов. Изменения в их экологической структуре в раннем серпухове, вероятно, отражают следующую стадию развития сообществ - фазу расцвета, для которой характерно максимальное видовое и морфологическое разнообразие.

3. Серпуховские аммоноидеи заселяли внешнюю часть открытого карбонатного шельфа. Наибольшее их разнообразие приурочено к юго-западной части бассейна, где в это время на внешнем, погруженном, крае шельфа в тиховодных обстановках сформировались специфические сообщества криноидей и аммоноидей. На севере Уральского бассейна аммоноидеи развивались в мелководных обстановках и были приурочены к биогермным массивам. Сообщества

их были менее разнообразны как в таксономическом, так и в морфологическом плане.

4. Увеличение разнообразия аммоидей в начале и сокращение его во второй половине серпуховского яруса совпадает с максимумом трансгрессии и последующим падением уровня моря, которое привело к сокращению площадей внешнего глубокого шельфа, прежде всего в западной части бассейна.

В конце раннего карбона на территории Урала отмечается сильная регрессия, приведшая к значительному сокращению площадей глубокого внешнего шельфа. Одновременно происходило усиление процессов орогенеза, что привело к возникновению в башкирское время глубоководного Предуральского прогиба в западной части бассейна. Образование предкраевого прогиба и усилившееся вздымание складчатых сооружений Урала привело к значительным изменениям в характере седиментации и палеогеографии морского дна (Хворова, 1961, Пучков, 2000, Кулагина и др., 2000 и др.) и вызвало кризис в сообществах аммоидей. На рубеже серпухова и башкира вымерло более 60 % родов и семейств, значительно сократилась площадь распространения аммоидей и произошли коренные перестройки в структуре сообществ.

4.3.5. Пенсильваний (средний и поздний карбон)

Башкирский век.

Аммоидеями на территории Урала хорошо охарактеризованы преимущественно отложения нижнего башкира в объеме генозон *Homoceras-Hudsonoceras*, *Reticuloceras* – *Bashkortoceras*, *Bilinguites-Cancelloceras*. Наиболее богатые местонахождения башкирских аммоидей известны на территории западного и восточного склонов Южного Урала, в Актюбинской, Оренбургской, Челябинской областях и Башкортостане. Фауна аммоидей изучалась Либровичем (1939а, б и др.) Руженцевым (1947а, б, 1955 и др.), Руженцевым и Богословской (1978), Николаевой (Кулагина и др., 2000, 2001 и др.). Немногочисленные

аммоноиди также описаны Кузиной и Яцковым (1999) из башкирских отложений Новой Земли. Коллекции башкирских аммоноидей насчитывают более 11 600 экземпляров, хранятся в ПИН РАН, ЦНИГР-музее ВСЕГЕИ, на кафедре палеонтологии СПб ГУ.

Башкирский комплекс несколько беднее предыдущего – 106 видов, 39 родов, 15 семейств. В связи с сокращением разнообразия несколько сужается морфологическое пространство комплекса – $D = 0,02 - 0,55$ $W = 1,28 - 3,38$; $S = 0,32 - 2,39$.

Основной тенденцией в морфологической эволюции аммоноидей является увеличение числа видов с инволютными, быстро возрастающими оборотами и узким или умеренно узким умбиликом. Эти виды, характеризующие нектобентосную жизненную форму, составляют 48% всего таксономического разнообразия. Сфероконовые и кадиконовые бентопелагические формы были немногочисленны, всего 19% видов. Эволютные широкоумбиликальные раковины и мелкие узкоумбиликальные сфероконовые и параконовые формы, составляющие планктонную часть сообщества, несколько сократили свое разнообразие по сравнению с серпуховским веком (33% видов против 38%), но оставались многочисленными. Среди планктонных форм доминирующее положение занимают латиконовые и апертиконовые раковины, в то время как число офиоконовых форм заметно сократилось по сравнению с серпуховским веком. Также уменьшилось видовое разнообразие среди инволютных планктонных форм (Рис. 4.14).

Развитие аммоноидей башкира проходило в существенно иных обстановках, по сравнению с серпуховскими комплексами, что значительно отразилось на структуре сообществ. На рубеже серпухова и башкира на территории Южного Урала имела место сильная регрессия. Большая часть площади осадконакопления на Южном Урале в башкирском веке представляла собой относительно мелководную шельфовую область, и лишь отложения верхней части башкирского яруса

Зилаирского мегасинклиниория рассматриваются как отложения погруженной окраины шельфа и области континентального склона (Кулагина и др., 2001). С этой территории известны наиболее древние переходные между серпуховскими и башкирскими комплексы аммоидей (Николаева, 1999).

Местонахождения башкирских аммоидей расположены как на западном, так и на восточном склоне Урала. Для каждой из этих областей характерен свой тип осадконакопления, что находит отражение в структуре сообществ.

Местонахождения аммоидей на западном склоне Урала приурочены к Центрально-Уральской структурно-фациальной зоне. Эта зона представляла собой предгорный прогиб, который начал формироваться в начале башкирского века между Восточно-Европейской платформой на западе и горным сооружением Палеоураля на востоке, где накапливались карбонатно-терригенные и терригенные отложения. Отложения нижнего башкира, охарактеризованные аммоидеями, относятся к куруильской формации (Хворова, 1961), которая представлена мощными толщами карбонатных пород, чередующихся с пачками тонко - среднеслоистых темных известняково-кремнисто-глинистых отложений с редкими прослойями карбонатных брекчий.

Западный склон Южного Урала характеризуется наиболее разнообразным комплексом аммоидей. Аммоидеи характеризуют три генозоны нижнего башкира. В отложениях первой зоны *Homoceras – Hudsonoceras* основу видового разнообразия составляют дискоконовые и пахиконовые формы родов *Isohomoceras*, *Homoceras* (вновь возникшее сем. *Homoceratidae*), *Hudsonoceras* (*Nomismoceratidae*), *Glyphiolobus*, *Ramosites* (*Ramositidae*), *Subitoceras* (*Stenoglyphyritidae*) и др. Они характеризуют преимущественно нектобентосную (54 % видов) жизненную форму. Число планктонных форм также было велико (25% видов) и практически не изменилось по сравнению с комплексом, существовавшим на этой территории в позднесерпуховское время (Рис. 4.15). Среди планктона преобладали мелкие

узкоумбиликальные широкие формы рода *Physematites* (Stenoglyphyritidae), в меньшей степени распространены латиконовые формы. Следует отметить, что область планктонных форм также могли занимать молодые особи видов рода *Homoceras*, форма раковины которых меняется в онтогенезе от апертиконовой и латиконовой до дискоконовой. Число бентопелагических форм напротив, резко сократилось по сравнению с концом серпухова (21% видов против 41% на западном склоне Южного Урала). Сокращение их доли связано в первую очередь с почти полным исчезновением семейства *Cravenoceratidae*. Основу видового разнообразия бентопелагических форм составляют виды рода *Glaphyrites*.

Таким образом, очевидно, что кризис затронул в основном бентопелагическую часть комплекса, что, вероятно, связано с общим понижением уровня моря и редукцией специфических криноидно-аммоидных сообществ, широко распространенных на внешнем карбонатном крае шельфа в серпухове. Вымерли формы с низким устьем – микрофаги, вероятно, питавшиеся в придонных слоях. Одновременно возросло число нектобентосных видов с высоким устьем и значительной скоростью возрастания оборотов. Среди планктонных форм стали преобладать виды с мелкой сфероконовой узкоумбиликальной раковиной или латиконовые, реже апертиконовые формы.

Аммоидеи второй генозоны нижнего башкира *Reticuloceras* – *Bashkortoceras* известны только из отложений Западного склона Урала. В это время произошло значительное увеличение как морфологического, так и таксономического разнообразия (74 вида против 29), что было отчасти связано с некоторым углублением бассейна. Отмечаются также значительные перестройки в экологической структуре сообществ (Рис. 4.3; 4.16).

Значительно увеличилось число планктонных форм (41% против 25% видов в предыдущей генофазе). К планктонной жизненной форме принадлежат возникшее в это время семейство *Surenitidae*, ряд новых родов: *Aenigmatoceras*, *Chumasites*,

Chartymites, *Brevikites* и значительная часть представителей сем. *Reticuloceratidae*. Возросло также и морфологическое разнообразие, преобладающими становятся эволютивные, широкоумбиликальные формы. Также несколько возросло число пахиконовых бентопелагических форм с умеренно узким умбиликом и медленно возрастающими оборотами, главным образом, за счет появления разнообразных видов во вновь возникших семействах *Decoritidae* и *Reticuloceratidae* (роды *Decorites*, *Phillipsoceras*, *Tecterites*). Разнообразие нектобентосных форм напротив, значительно сократилось, главным образом, в результате вымирания представителей сем. *Homoceratidae* (Рис. 4.16).

Возможной причиной таких изменений может быть некоторое повышение уровня моря в результате кратковременной трансгрессии, сменившейся регрессией в начале следующей генофазы.

Соотношение жизненных форм в аммоидных комплексах зоны *Reticuloceras* – *Bashkortoceras* близко к сообществам позднего визе – раннего серпухова и вероятно, характеризует те же фазы развития сообщества: радиации и освоения новых экологических ниш и фазу расцвета.

Развитие аммоидей на данной территории завершилось в генозоне *Bilinguites* – *Cancelloceras*. В это время наблюдается сильное падение таксономического и морфологического разнообразия, что было вызвано общим падением уровня моря и сокращением площадей внешнего шельфа в результате заложения предкраевого прогиба. Структура сообществ также претерпела значительные изменения: полностью исчезла бентопелагическая жизненная форма, стала резко преобладать нектобентосная (около 75% видов), остальную часть занимали планктонные формы (Рис 4.17).

На восточном склоне Урала аммоиды были распространены в меньшей степени и развивались в существенно иных условиях. Они известны из немногочисленных местонахождений (Челябинская обл., холм Мурчисона, р.

Большой Кизил) и происходят из органогенных и органогенно-детритовых известняков, часто содержащих разнообразную бентосную фауну брахиопод, кораллов, мшанок, гастропод и др. Формирование этих отложений происходило, вероятно, в условиях средней, относительно мелководной зоны шельфа с карбонатными постройками. Аммоидеями охарактеризованы две генозоны: *Homoceras* – *Hudsonoceras* и *Bilinguites* – *Cancellloceras*.

Комплекс аммоидей генозоны *Homoceras* – *Hudsonoceras* включает 8 видов, но достаточно представлен по числу экземпляров (367 раковин). Основу видового разнообразия сообществ составляют нектобентосные 72 % формы (рис. 4.15). Число планктонных и бентопелагических форм невелико как по числу видов (14% и 14% соответственно), так и по числу экземпляров. В целом подобная структура характерна для кризисной или начальной фазы становления разнообразия сообществ.

Развитие аммоидей генозоны *Bilinguites* – *Cancellloceras* проходило, в общем, в сходных условиях, что отражается на структуре комплекса. В целом распределение жизненных форм повторяет структуру сообществ генозоны *Homoceras* – *Hudsonoceras*. Несколько возрастает доля планктонных форм (27% видов) (рис. 4.17).

В целом для башкирского века характерны неустойчивые, быстро изменяющиеся сообщества аммоидей, и высокие скорости эволюционных процессов, что может отражать реакцию группы на резкое изменение условий среды (Рис. 4.3; 4.18). Вторая половина башкирского века ознаменовалась локальным (на территории Урала) вымиранием аммоидей, которое было вызвано резкими изменениями всей структуры бассейна, в связи с заложением краевого прогиба.

Московский век.

На протяжении московского века в сообществах аммоидей Урала отмечается глубокий кризис, вероятно, связанный с общей перестройкой всей акватории Уральского бассейна в результате заложения глубоководного

предкраевого прогиба. В восточной части его накапливались мощные грубообломочные и флишевые формации, а западная была ограничена крутым склоном карбонатной платформы. Отложения московского яруса плохо представлены в пределах западного склона Южного Урала, и охарактеризованы в основном фораминиферами, по которым в последние годы предложены детальные стратиграфические шкалы (Иванова, 2000, 2002) и бентосной фауной. Аммоноидеи в отложениях московского яруса представлены очень скучно, только на территории западного склона Урала и Новой Земли. Московский комплекс аммоноидей изучался (Руженцев, 1951а, 1952а, 1955; Либрович, 1957, Кузина, Яцков, 1999, Попов, 1975 и др.). Коллекции хранятся в ПИН РАН. Несмотря на очень низкое видовое разнообразие, аммоноидеи представлены несколькими морфотипами, характеризующими нектобентосную, планктонную и бентопелагическую жизненные формы.

На Южном Урале сложно достоверно определить состав аммоноидного комплекса этого века, в силу неоднозначности стратиграфических привязок немногочисленных находок. Разными авторами указываются виды: *Diaboloceras uralicum*, *Syngastrioceras orientale*, *Stenopronorites karpinskii*, *Pseudoparalegoceras tzwetaevi*. С некоторой долей условности сюда можно отнести: *Wellerites russiensis*, *Aktubites trifidus*. В известняковой глыбе зиянчуринской брекчии (касимов) был найден *Eoasianites kajraklensis* (Руженцев, 1950), однако датировка этой глыбы московским веком весьма сомнительна, поскольку прочие аммоноидеи из этого местонахождения к московскому ярусу не относят.

На Новой Земле аммоноидеи московского яруса (зона *Diaboloceras – Winsloboceras*) найдены на о-ве Берха в известковых с небольшой примесью терригенного материала слоистых толщах крестовского горизонта. Они представлены единичными раковинами видов *Pseudopronorites aquilonalis*, *Pseudobisatoceras gorbovense*, *Glaphyrites vulgaris*, *Diaboloceras* sp. Несколько

севернее, в районе Русской гавани был найден род *Winsloboceras* sp. (Кузина, Яцков, 1999, определение Богословской). Отложения, содержащие аммоноидей, также охарактеризованы фораминиферами и конодонтами московского возраста (Соболев, Матвеев, 2002). Несмотря на крайне бедный таксономический состав аммоноидей, в комплексе представлены 4 различных морфотипа, представляющие две жизненные формы. Пахиконовая или субдисконочная раковина с очень узким умбиликом и субдисконочная раковина с умеренно-узким умбиликом и с уплощенными боковыми сторонами, пролеканитового типа, характерны для нектобентосной жизненной формы. Планктонную жизненную форму (П-1) также характеризуют два морфотипа: апертиконовая широкоумбиликальная и офиоконовая, с триангулярным навиванием оборотов.

Касимовский век.

На Южном Урале касимовский ярус представлен в основном глинистыми отложениями с подчиненными прослойками глинистых и песчанистых известняков. В восточных разрезах можно обнаружить выходы глинистой брекции и галечных известняков.

Касимовские аммоноидеи Урала изучались в основном В.Е. Руженцевым (1950). Материал насчитывает около двух сотен раковин, хранящихся в коллекциях ПИН № 319, № 320.

Касимовский комплекс один из беднейших – 9 видов, 9 родов, 9 семейств. Хотя таксономическое разнообразие несколько выше по сравнению с московским веком, кризис еще не был преодолен. На протяжении касимовского времени наблюдается очень медленное восстановление разнообразия, в основном, за счет нектобентосных форм, пахиконового облика.

Общее морфополе аммоноидей касимовского века невелико: $D = 0,1-0,59$; $W = 1,5-2,5$; $S = 0,4-2,4$, кроме того, реальное покрытие этой морфологической площади минимальное. Несмотря на ничтожное таксономическое разнообразие, за счет

высокой рассеянности морфологических позиций касимовские аммоноидеи представляют довольно значительное число типов раковин.

За исключением древних Pronoritidae и Glaphyritidae остальные семейства вновь появившиеся – Neoicoceratidae, Agathiceratidae, Thalassoceratidae, Uddenitidae, Schistoceratidae, Shumarditidae и Marathonitidae. Существенно, что из широкоумбиликальных морфотипов имеется лишь один, представленный апертиконовым *Eoasianites. kajraklensis* (Neoicoceratidae), который мы рассматриваем как бентопелагическую форму (о его стратиграфическом положении уже говорилось ранее). Планктон представлен также только одной кадиконовой формой – *Kargalites (Subkargalites) neoparkeri*.

Следует обратить внимание, что все касимовские аммоноидеи происходят из одной глыбы известняка в низах зиянчуринской брекции (низы гжельского яруса). Данная глыба была отнесена к касимовскому ярусу на основании определенных литологических и структурно-геологических соображений (Руженцев, 1950, стр.16). Таким образом, если принять мнение Руженцева, нужно иметь в виду, что распределение жизненных форм для касимовского века является не собирательным, а характеризующим единственную ассоциацию.

Гжельский век.

В гжельское время геодинамическую структуру Уральского предгорного прогиба можно считать вполне сформировавшейся. Это обуславливает характерную для подобных структур поперечную лито-фаунистическую зональность.

В строении гжельского (а также выше лежащих ярусов перми) выделяют три основных типа разрезов, характеризующих соответствующие обстановки. Условия осадконакопления в бассейне Уральского прогиба контролировались, в основном, поступлением осадочного материала с восточного или западного его обрамлений. С востока на запад выделяют: зону очень мощных терригенных толщ, зону заметно менее мощных глинисто-карbonатных отложений и зону умеренно мощных

карбонатных формаций. Эти зоны отвечают, соответственно, восточному орогенному борту, центральной части депрессии и западному платформенному ограничению прогиба.

На территории Южного Урала, в очень активных тектонических условиях сближения плит и воздымания Магнитогорского мегантиклинория, терригенное осадконакопление существенно преобладало над карбонатным. На восточном борту южной части пролива откладывались валунные и глыбовые брекчии, конгломераты, гравелиты. В склоновых фациях во множестве присутствуют следы мутьевидных потоков и оползней. В центральной части среди глинисто-песчаных пород встречаются крупные глыбы, скатившиеся по склону с востока. На западе пролива отлагались карбонаты с частыми прослойками грубой брекчии известняков. Это указывает, что гжельский век, особенно его первая половина, ознаменовался серией землетрясений, вызванных продольными сдвигами по зоне контакта тектонических плит. Активная тектоника сопровождалась заметным вулканизмом, в нижних горизонтах яруса встречается много пеплового материала, приуроченного к восточному склону (Хворова, 1961).

Аммоноидеи гжельского века довольно многочисленны в тонких прослоях мергелей и песчанистых известняков среди грубых флишоидных толщ восточного склона прогиба и практически не известны из районов распространения кремнисто-карбонатно-глинистых и карбонатных пород центральной и западной его частей. Приуроченность обитания аммоноидей к областям флишоидного осадконакопления, видимо, объясняет практически полное отсутствие находок севернее бассейна р. Белой, где в это время осаждались в основном карбонатные илы.

С другой стороны, остатки бентосной фауны, происходят в основном из карбонатов западной, приплатформенной фациальной зоны. Единственные фоссилии, которые в значительном количестве обнаруживаются в флишоидах, помимо аммоноидей – фузулиниды. Но аммоноидеи и фузулиниды, как правило, не

встречаются совместно в одном слое. Основные находки аммоидей происходят из карбонатных, а фузулинид – из терригенных разностей циклитов. Это свидетельствует об определенной разнесенности (временной или пространственной) обстановок их обитания. Подобная картина фациальной приуроченности ископаемых различных групп сохраняется до конца существования бассейна.

Аммониты гжельского возраста изучались Карпинским (1874), Руженцевым (1950), Богословской и Поповым (1986а, б), Борисенковым (2002, 2003, 2004; Borisenkov, 2004). Материал по гжельским аммоидеям насчитывает более 5000 экз., хранящихся в коллекциях ПИН №319, №320, ЦНИГР № 12257, и др.

Гжельский комплекс включает 44 вида 24 родов из 16 семейств и имеет сложную экологическую структуру. Общее морфополе значительно расширилось: $D = 0,1\text{--}0,62$; $W = 1,4\text{--}3,7$; $S = 0,3\text{--}3,29$, что несколько превышает границы серпуховского, хотя таксономическое разнообразие значительно уступает последнему. Тем не менее, можно уверенно констатировать почти полное восстановление экологической структуры сообщества. Распределение плотности морфологических точек неотчетливо бимодальное, разделенное примерно по отметке $D = 0,18$. Группа аммоидей с меньшими значениями D относится к нектобентосной жизненной форме, группу с большими D составляют планктонные и бентопелагические формы.

В первую морфогруппу входят пролеканитиды семейств Pronoritidae, Medlicottiidae, Uddenitidae, а также Thalassoceratidae, Neodimorphoceratidae, Agathiceratidae, Pseudohaloritidae, Adrianitidae, Vidrioceratidae, Maratonitidae. Это группа узкоумбиликальных морфотипов с умеренной и высокой скоростью возрастания оборотов, рассматриваемых нами как нектобентосные формы.

Вторая группа образована видами семейств Shumarditidae, Glaphyritidae, Daraelitidae, Uddenitidae, Schistoceratidae, Somoholitidae, Shumarditidae,

Neoicoceratidae. Эти морфотипы можно отнести к планктонному и бентопелагическому типам.

Несмотря на довольно большое морфологическое разнообразие аммоноидей гжельского времени, следует отметить, что в комплексе мало представлены узкие морфотипы со средним или широким умбиликом – платиконы и офиоконы.

Экологическое распределение в гжельском комплексе необычно. Нектобентосная и бентопелагическая группировки находятся волях: 48% видов – нектобентосных и 27% - бентопелагических. Оставшуюся часть комплекса образует планктон в соотношении: 18% видов – эволютных, 7 % – инволютных форм (рис. 4.19.).

Офионовые широкоумбиликальные формы представлены одной только формой (*Eoasianites vodorezovi*), которая по ширине оборота значительно превосходит типичных представителей этого типа в более молодых комплексах. *E. vodorezovi* является, видимо, предком рода *Svetlanoceras* (Борисенков, 2003), исходного для семейства *Paragastrioceratidae*, представители которого позднее характеризуют морфотип широкоумбиликальных раковин с медленно возрастающими оборотами.

Один из самых богатых аммоноидеями разрез располагается близ п. Никольского в междуречье пр. Сакмары и Урала. Данный разрез относится к глинистому типу разрезов, в которых аммоноиды обычно редки, поэтому он вызывает особый интерес. Здесь в бурых, плотных глинах имеются пласты мергелистых конкреций, в которых найдены многочисленные аммоноиды (Руженцев, 1950). Комплекс представлен 20 видами, среди которых 57% составляют нектобентосные, 32% - бентопелагические и 11% – планктонные офионовые формы (рис. 4.20). Подобное распределение жизненных форм, еще раз указывает на необычность этого местонахождения. Значительная доля нектобентосных и бентопелагических видов, как правило, характерна для сообществ, развивавшихся на

относительно небольших глубинах. Этому противоречит принадлежность разреза к глинистому, глубоководному типу. Отсутствие инволютного планктона (таких форм как *Vidrioceras borissiaki*, *Marathonites uralensis*, *Emilites plummeri*), также остается неясным.

Весьма богаты аммоидеями обнажения флишоидного типа р. Айдаралаша. В песчанистых известняках и мергелистых конкрециях на нескольких уровнях собрана богатая коллекция аммоидей. Из 22 видов, описанных из этого разреза (Руженцев, 1950), 45% видов относятся к нектобентосной и 32% видов к бентопелагической жизненной форме (Рис. 4.20). Планктонные формы более многочисленны, по сравнению с комплексами из разрезов глинистого типа, и составляют 23% видового разнообразия. Они представлены как эволютными (18%), так и инволютными (5%) морфотипами. В целом экологическая структура близка к общей структуре гжельского аммоидного комплекса.

В разрезах депрессионного типа, представленных маломощными кремнисто-карбонатно-глинистыми толщами, аммоидеи практически не встречаются, как и другая фауна, за исключением остатков радиолярий и кремнистых губок, которые и сформировали кремнистые разности данных отложений. Об отсутствии находок аммоидей из массивных карбонатных толщ уже упоминалось.

Таким образом, для гжельского времени можно отметить значительное сокращение, по сравнению с башкиром, доли планктонного сегмента аммоидного комплекса и возрастание доли бентопелагических форм. При анализе динамики изменений планктонной жизненной формы на протяжении всего рассматриваемого интервала создается впечатление, что она является наиболее специализированной. Планктонные формы наиболее чутко реагируют на изменение абиотических условий и, по-видимому, медленнее восстанавливаются после кризисов.

4.3.6. Ранняя пермь

Ассельский век.

Отложения ассельского возраста содержат значительно больше терригенного материала, чем подстилающие толщи гжельского возраста, что связано с увеличением тектонической активности на восточном борту пролива. При этом все указанные литофациальные зоны сохраняются.

По простиранию ассельских отложений на север сокращается число находок и разнообразие комплексов. Надо отметить, что практически везде ассельские породы лежат на верхнекаменноугольных с трансгрессивным несогласием (Хворова, 1961).

Ассельские аммоноиды известны из относительно немногочисленных местонахождений Южного Урала, в основном Башкирии, Оренбуржья и Актюбинской обл. Казахстана.

Материал по ассельским аммоноидеям Урала насчитывает более тысячи раковин (колл. ПИН № 318, 323, 472, ЦНИГР № 12257 и др.). Эти аммоноиды изучались в основном Герасимовым (1937), Максимовой (1948), Руженцевым (1936, 1937, 1950, 1951б) и Богословской (1986).

Комплекс содержит 26 видов 14 родов из 11 семейств. Морфологическое разнообразие осталось довольно значительным ($D = 0,01\text{--}0,62$; $W = 1,25\text{--}2,95$; $S = 0,35\text{--}3$), общее поле отчетливо распадается на две группировки (примерно на уровне $D = 0,3$), различие значительно более отчетливое, чем в гжельском веке. В одной из них ($D = 0,38\text{--}0,62$; $W = 1,2\text{--}2,0$) концентрируются планктонные и бентопелагические формы, в другой ($D = 0,01\text{--}0,3$; $W = 1,25\text{--}2,95$) – преимущественно нектобентосные.

Большая часть комплекса представлена нектобентосными морфотипами (Pronoritidae, Thalassoceratidae, Agathiceratidae, Bissatoceratidae, Medlicottiidae, Popanoceratidae) – 48% видов. Вторые по численности – бентопелагические формы (Neoicoceratidae, Paragastrioceratidae, Metalegoceratidae, Vidrioceratidae) – 24%. Среди планктонных форм преобладают формы с широким умбиликом и низкими оборотами – Neoicoceratidae и Paragastrioceratidae (Рис. 4.21).

Основные преобразования затронули планктонный сегмент сообщества, его доля увеличилась по сравнению с гжельским этапом (28% и 23% соответственно). В то время как планктонных форм с эволюционной офиоконовой раковиной становится 24%, к инволютному планктону мы можем отнести только одну форму – *Somoholites artius*. При этом несколько сократилась доля бентопелагических видов. Увеличившаяся доля плактона, прежде всего, эволюционных форм, в аммоидном комплексе может указывать на некоторое увеличение глубины бассейна, что подтверждается лито-фациальным анализом (Хворова, 1961). Учитывая, что на конец ассельского – начало сакмарского веков приходится пик позднепалеозойского южного оледенения (Чумаков, Жарков 2002), повышение глубины бассейна следует связывать не только с повышением уровня мирового океана, но и с локальной южноуральской тектоникой.

Ассельские аммоиды встречаются в разрезах всех трех типов (флишоидном, депрессионном, карбонатном), однако число находок, таксономическое и экологическое разнообразие комплексов могут различаться.

Одним из самых значимых местонахождений разрезов флишоидного типа на севере Южного Урала является разрез в верховьях р. Юрзани, откуда известен довольно богатый комплекс, представленный массовым материалом. Из тонких прослоев глинистого известняка в аргиллит-алевролитовой толще С.В. Максимовой, а позднее Б.И. Чувашовым были собраны представительные коллекции. Из нескольких сотен экземпляров, составляющих данный комплекс, *Agathiceras uralicum* и *Svetlanoceras serpentinum* составляют около 80% числа находок, примерно 40% каждый. Оба вида являются очень характерными представителями нектобентосной и планктонной жизненных форм, соответственно. По соотношению числа видовых таксонов комплекс в основном состоит из нектобентосных видов - 64%. 18% комплекса составляют бентопелагические формы (*Eoasianites trapezoidalis*

и *Juresanites primitivus*) и по 9% - оба типа планктонных форм: *S. serpentinum* и *Somoholites artius* (рис. 4 .22).

Другой, очень показательный разрез флишоидного типа располагается на самом юге региона – р. Айдаралаша, Актибинской обл. Казахстана. В конкрециях плотного песчаника из песчанистой же толщи с большим количеством фузулинид Руженцевым отобран (Руженцев, 1951б) весьма представительный комплекс из 10 видов. Богословская и А.В. Попов (1986 а, б) дополнили выборку еще 8 видами. К сожалению, Богословская и Попов не указывают число раковин. Анализ данных Руженцева дает следующее распределение: экземпляров нектобентосных видов ≈ 60% (*Boesites*, *Neopronorites*, *Artinskia*, *Agathiceras*, *Prothalassoceras*, *Aristoceras*), бентопелагических ≈ 25% (*Prostascheoceras*, *Glaphyrites*), планктонных ≈ 15% (*Eoasianites*). Очень показательно, что соотношение жизненных форм по таксонам дает близкие значения: нектобентосная – 61%, бентопелагическая 28%, планктонная – 11% (рис. 4.22).

Обсуждаемые разрезы являются одними из типичных примеров флишоидной серии и указывают на относительно глубоководные обстановки подножия восточного борта пролива.

В глинисто-известковых разрезах депрессионного типа, характеризующих центральную часть пролива (бассейны рр. Сим, Ассель, Усолка), аммоноидеи редки, их разнообразие минимально (обычно 2-3 вида представлены единичными экземплярами). Известные выборки, по-видимому, в той или иной степени случайны. По-видимому, аммоноидеи не обитали постоянно в открытой части пролива, где могли существовать сильные течения с севера на юг, а заплывали сюда эпизодически.

Из разрезов рифового типа аммоноидеи известны только из Стерлитамакских Шиханов. В целом, как известно, аммоноидеи редко встречаются в очень мелководных фациях, однако иногда в незначительном количестве их раковины

встречаются в пририфовых отложениях. Руженцев (1951б) указывает комплекс шихана Тра-Тау из 10 видов. За исключением *Neopronorites rotundus* ($\approx 25\%$) и *Agathiceras uralicum* ($\approx 50\%$) находки других видов единичны. Жизненные формы распределяются следующим образом: нектобентосные – 70%, бентопелагические – 10%, планктонные – 20%. Следует особо отметить, что *Agathiceras uralicum* практически всегда, когда присутствует в выборке, заметно доминирует над прочими видами по числу экземпляров, иногда составляя более 50%. Это верно практически для всех ярусов и всех местонахождений. Возможно, специфические адаптации этого вида позволяли ему населять самые различные обстановки, повсюду сохраняя значительную численность.

Ассельский комплекс почти вдвое меньше гжельского и имеет несколько иное распределение жизненных форм. Нектобентосные аммоноидеи доминируют, составляя около половины всего разнообразия, в то же время возрастает разнообразие планктонных форм. В планктоне начинают преобладать офиоконовые и близкие к ним формы, в то время как морфогруппа 1A' (инволютные раковины) представлена единственным видом. Появление офиоконового морфотипа в гжельском веке и дальнейшее его развитие в ассельском связано исключительно с надсемейством *Neoicocerataceae*. Более того, и в следующие века эта жизненная форма будет представлена только представителями неоикоцератацей.

Сакмарский век.

В сакмарском веке в Уральском проливе продолжали формироваться флишоидные толщи, к концу этого времени мощность и распространенность терригенных пачек существенно возросла. В прибрежной восточной зоне образовывались мощные конусы выноса. Характерно, что эти конуса, в целом, продолжают наращивать структуры, заложившиеся еще в ассельское время. Это свидетельствует о существовании долговременных водных потоков по поперечным долинам Палеоуральской горной гряды (Хворова, 1961). Конуса выноса

представляли хороший субстрат для коралловых рифов, на этих приподнятых платформах бурно развивалась бентосная фауна. Аммоноидеи же предпочитали населять более глубокие участки бассейна с флишоидным режимом осадконакопления.

Общие тенденции развития сакмарских аммоноидей продолжали ассельские – в это время не появилось ни одного нового семейства, формообразование происходило на уровне родов и видов, при этом продолжали вымирать каменноугольные таксоны. Так же, как и ассельские (и даже в большей степени), сакмарские аммоноидеи более обильны и разнообразны на юге региона. Местонахождения сакмарских аммоноидей не известны севернее бассейна р. Уфа.

Материал по сакмарским аммоноидеям насчитывает несколько тысяч раковин, происходящих в основном из разрезов Башкирии, Челябинской обл., Оренбуржья и Актюбинской обл. Казахстана (колл. ПИН № 318, 323, 472, 590 и др.).

Сакмарские аммоноидеи Урала изучались в основном Руженцевым (1938, 1951б, 1952б) и Максимовой (1935, 1938).

Комплекс включает 34 вида 16 родов из 10 семейств, т.е. таксономически несколько богаче ассельского. Морфологическая область сакмарских аммоноидей: D = 0,01-0,62, W = 1,22-3, S = 0,3-2,8. Хотя общее число видов больше чем в ассельском ярусе, границы морфополя остаются такими же. Обособленность группировок возрастает, причем в группировке с $D \geq 0,24$ (морфотипы с широким и средним умбиликом) находятся практически только неоикоцератацей – виды родов *Svetlanoceras*, *Paragastrioceras*, *Uraloceras* (Paragastrioceratidae), *Metalegoceras* (Metalegoceratidae).

В данном комплексе преобладают нектобентосные и планктонные формы. Доля бентопелагических видов заметно уменьшилась. Большая часть комплекса представлена нектобентосными морфотипами (Pronoritidae, Medlicottiidae, Daraelitidae, Thalassoceratidae, Agathiceratidae, Popanoceratidae, часть

Paragastrioceratidae) – 46%. В сакмарских сообществах наблюдается более равномерное распределение планктонных жизненных форм, планктон-1 (эволютные формы с низкими оборотами) составляет 18% (Paragastrioceratidae), планктон-2 (инволютные формы с широкими оборотами) - 15% (Adrianitidae, Pronoritidae) (Рис. 4.23). Строго говоря, в сакмарском комплексе к этому типу можно с уверенностью относить только один вид – *Crimites subkrotovi*. Однако к этой жизненной форме мы относим виды рода *Sakmarites*, поскольку они всегда представлены мелкими раковинами. Самую малую долю составляют бентопелагические формы – 21% (Metalegoceratidae, Popanoceratidae, Vidrioceratidae).

Доля нектобентосных и бентопелагических форм близка к ассельской. Вместе с тем, несмотря на регрессию, отмечающуюся в сакмарское время, доля планктонных форм увеличилась, главным образом, за счет инволютных форм. Обмеление было, видимо, недостаточным, чтобы нанести ущерб планктонным формам.

Найдки аммоидей приурочены в основном к маломощным прослойям карбонатов во флишидах, карбонатным конкрециям в глинистых толщах и известнякам и песчанистым известнякам, часто линзам известняков. Остатки аммоидей редко сочетаются с остатками других ископаемых. Так, например, в прослоях плотного афанитового известняка с раковинами аммоидей встречаются прослои или линзы детритового известняка с остатками фузулин и мшанок. Последние несут следы перемыва и переноса. В других случаях аммоидей встречаются в конкрециях черного мергеля среди аргиллитов с фузулинами. Судя по официальной принадлежности аммоидей, они предпочитали в это время населять относительно глубокие участки с карбонатно-глинистыми грунтами у подножия этих конусов, а также локальные поднятия с глинисто-песчаным дном в центральной зоне пролива.

Один из самых богатых (выборка содержит почти 500 экз., 12 видов) сакмарских аммоидных комплексов описан Руженцевым (1951б) из песчанистых

известняков овр. Ултуган-Сай, бассейна р. Актасты, Актюбинской обл. Казахстана. В выборке резко преобладают экземпляры *Agathiceras uralicum*, *Neopronorites tenius* (36% и 26%, в сумме 62%), т.е. нектобентосные формы по своему обилию в тафоценозе превалируют. В то же время, планктонные виды, представленные эволюционными парагастриоцератидами, составляют лишь немногим более 2% всех экземпляров. При подсчете жизненных форм по числу видов выявляется также преобладание нектобентосных форм (50% видов), в то время как доля планктонных форм (35% видов) существенно отличается от результата по числу экземпляров (Рис. 4.24). Бентопелагических форм почти вдвое меньше, чем планктонных, и втрое меньше, чем нектобентосных. Видимо, в данном случае условия относительно неглубокого участка моря, с осаждением значительного количества карбонатного материала и умеренным поступлением терригенного способствовали расцвету именно нектобентосного сегмента аммоноидного комплекса.

Так же показательны разрезы из стратотипической для сакмарского яруса местности – правобережья р. Сакмары близ поселка Кондуровка (гора Курмая). Находки аммоноидей приурочены к слоям серых афанитовых, местами кремнистых известняков известняково-глинистой толщи позднесакмарского возраста (Руженцев, 1951б). Комплекс, состоящий из 16 видов, содержит: нектобентосных форм – 37% (меньше, чем средняя для века – 46%), бентопелагических -19% (близна к средней), планктонных субсферических 19%, и 25% планктонных эволюционных (Рис. 4.24). В этом комплексе доля всех планктонных видов (44%) выше, чем в целом для века (33%). По-видимому, осадки с аммоноидеями накапливались в более мористых частях бассейна.

Терминальная часть сакмарского яруса хорошо охарактеризована в разрезе Верхнеозерный в 10 -15 км к югу от предыдущего местонахождения. В самой кровле яруса, в толще переслаивания песчаников и плитчатых известняков, встречаются валуны, приуроченные к подошве слоя и переполненные раковинами аммоноидей.

Отсюда определено 8 видов (Левен и др., 2002). Вероятно, к этому же слою можно отнести и выборку Руженцева (1951б), которая дополняет этот список тремя видами. В комплексе доля бентопелагических видов (*Metalegoceras*, *Andrianovia*) выше средней для века - 27% против 21%, по числу экземпляров бентопелагические формы также составляют около 30%. В то же время доля инволютных планктонных форм (планктон-2) снижена, всего 9%. А содержание эволютных планктонных форм (*Paragastrioceras*, *Uraloceras*) -18% и нектобентосных (46%) вполне соответствует среднему проценту (Рис. 4. 24).

Данный комплекс наиболее близок к сводному для сакмарского века. По-видимому, разрез Верхнеозерный можно считать отражающим типичные обстановки обитания аммоидей этого времени. Разрез представляет собой переслаивание мощных терригенных пачек (песчаники и алевролиты – десятки метров) и маломощных карбонатных (редко больше 0,5м).

Следует отметить, что в стратотипическом районе верхняя и нижняя части сакмарского яруса относятся к разным типам. Низы сакмарского яруса здесь представлены карбонатно-глинистыми отложениями с прослойями известковых брекчий. Подобный тип осадконакопления характерен, скорее, для подножия западного борта. Верхний подъярус представлен флишоидами с доминированием мелкозернистых песчаников и алевритов, что вполне соответствует представлению о строении подножия восточного борта пролива. Таким образом, выявляется смена режима осадконакопления, связанная, скорее всего, с тектоническими подвижками и смещением оси пролива к востоку.

В разрезах депрессионного типа, например в Симской мульде, местонахождения аммоидей заметно беднее. Из глинистых сланцев правого берега р. Сим описаны: *Neopronorites tenius*, *Sakmarites postcarbonarius tetragonus*, *S. postcarb. latus*, *Agathiceras uralicum*, *Uraloceras simense*, *U. sp.*, *Propopanoceras*

postsimense, P. sp. (Руженцев, 1951б). Здесь вообще отсутствуют морфотипы с широкими оборотами, интерпретируемые как бентопелагические жизненные формы.

Из разрезов рифового типа, в которых были встречены аммоноиды, можно упомянуть лишь шихан Шах-Тай: *Sakmarites postcarbonarius tetragonus* (3 экз.), *Agathiceras uralicum* (5 экз.), *Somoholites shikhanensis* (1 экз.) (Руженцев, 1951б). Комплекс слишком беден, чтобы делать какие-то выводы о его экологической структуре.

Как и в большинстве предшествующих, в сакмарском аммоноидном комплексе доминирует нектобентос, вместе с тем, другие жизненные формы представлены также достаточным числом форм. Трудно сказать, какое соотношение жизненных форм следует считать оптимальным. Однако можно предполагать, что, чем больше разнообразие и чем оно равномернее, тем сообщество ближе к оптимальному заполнению экологических ниш и, соответственно ближе к фазе расцвета и равновесия. Видимо, в сакмарское время строение пролива, его зональность и гидрологические условия благоприятствовали развитию сообществ аммоноидей.

Артинский век.

На артинский век приходится заключительная стадия существования Южноуральского бассейна, к его концу южное окончание Уральского пролива полностью сомкнулось. Артинские флишоиды в этом районе везде перекрыты гипсоносными серыми песчаниками кунгурского возраста. Кратковременные инвазии моря в самом начале кунгура проникали достаточно далеко на юг, примерно до широты современного г. Актюбинска. Однако кунгурский век считается уже началом другой фазы геологического развития Южного Урала.

По мере обмеления уменьшалась гидрологическая активность и сокращался приток терригенного материала. Флишоиды артинского возраста содержат песчанистый материал более мелких фракций, и песчанистые разности циклитов

имеют меньшее распространение, преобладают карбонатные и глинисто-алевролитовые прослои. В кровле яруса часто наблюдаются линзы доломитизированных водорослевых известняков, являющиеся, по-видимому, остатками небольших биостромов, формировавшихся в мелких заливах с повышенной соленостью. С другой стороны, к кровле яруса часто приурочены шлейфы среднесортированных конгломератов и гравелитов, что свидетельствует о сериях осушений в конце века. Вообще, артинские отложения характеризуются чрезвычайной фациальной пестротой, как по напластованию, так и по простирации.

Конуса выноса, сформированные в предыдущее время, превращаются в обширные аккумуляционные мысы, далеко проникающие в море и рассекающие восточный берег на череду бухт. Именно к этим бухтам приурочены карбонатные илы, аккумулировавшие раковины аммоидей. Переполненные раковинами аммоидей известняки, залегают частыми неширокими линзами в песчано-глинистых толщах. Здесь можно предполагать склоновые оползания полужидких илов, содержащих раковины, в отрицательные формы подводного рельефа вблизи подножия мысов. Отсутствие в этих аммоидных известняках остатков бентосной фауны говорит о том, что первоначально аммоидей обитали именно в бухтах с их мягкими илистыми грунтами, избегая прибрежных обстановок с активной гидродинамикой. В некоторых случаях, можно предполагать и другой вариант накопления аммоидного ракушняка – концентрация раковин в волноприбойной зоне полузамкнутых лагун.

В отличие от начала перми, артинские аммоидей известны практически на всем протяжении Урала, от Примугоджарья до Пай-Хоя и о. Вайгач (Богословская, 1997). Чем дальше на север, тем аммоидные комплексы беднее. Если на самом юге сообщества чрезвычайно богаты, богаче, чем все одновозрастные ассоциации по всему миру, то уже в средней Башкирии комплексы заметно беднее, не более 2 - 4 родов.

На Южном Урале артинский ярус имеет двучленное деление (Руженцев, 1956 б). Существующий вариант расчленения артинского яруса на четыре горизонта (Раузер-Черноусова, 1949) не применим на самом юге региона, откуда и происходят основные сборы. Попытки использовать для расчленения южных разрезов схему, разработанную, в основном, по разрезам Уфимского плато не увенчались успехом. Кроме того, в последние десятилетия эту схему модернизируют, относя верхний горизонт к кунгурскому ярусу. Неоднозначность подобного решения неоднократно обсуждалась (Чувашов и др., 2002). В своем анализе мы будем придерживаться деления яруса на две части.

Многочисленные и разнообразные артинские аммоноиды Урала изучались Карпинским (1890), Кротовым (1885), Черновым (1907), Максимовой (1935, 1945), Воиновой (1934), Руженцевым (1936, 1956 б) и Богословской (1962). Материал по артинским аммоноидаям насчитывает более 20 тысяч раковин, собранных в разрезах практически на всей протяженности Западного Приуралья, причем три четверти приходится на южноуральские сборы Руженцева - колл. ПИН №317.

Раннеаргинский, актастинский комплекс включает 28 видов 17 родов из 12 семейств, т.е. несколько беднее сакмарского. Общее морфополе значительно не изменилось: $D = 0,1-0,53$; $W = 1,3-2,8$; $S = 0,35-3,25$. Бимодальность распределения сохраняется, разрыв в морфополе по параметру D находится в интервале 0,2-0,25. В области меньших значений D группируются узкоумбиликальные морфотипы нектобентосного и бентопелагического типов.

Группировка, располагающаяся в области больших значений D , включает представителей всех трех жизненных форм.

Нектобентос (Pronoritidae, Medlicottiidae, Daraelitidae, Thalassoceratidae, Agathiceratidae, Popanoceratidae) составляет – 57%. Соотношение типов планктонных жизненных форм: планктона-1 - 6 видов (21%) (Paragastrioceratidae, Eothinitidae) и планктона-2 – 3 вида (11%) (Adrianitidae, Marathonitidae). Бентопелагические формы

(Metalegoceratidae, Somoholitidae) составляют 11% (Рис. 4.25 а). Обращает внимание значительное сокращение доли бентопелагических видов, происходящее за счет увеличения численности нектобентосных. Планктонный сегмент остался практически таким же, как и в сакмарском веке, несколько изменилось распределение его подтипов в сторону уменьшения доли инволютных видов.

На актастинское время приходится пик обмеления южноуральского бассейна (Хворова, 1961). Роль обмеления в сокращении разнообразия бентопелагических аммоноидей вполне объяснима. На протяжении всей истории развития аммоноидных сообществ в бассейне при уменьшении глубин наблюдается увеличение доли нектобентоса.

Среди разрезов актастинского яруса можно выделить разрез Актасты Актюбинской обл. Казахстана. Из доломитизированных известняков верхней части подъяруса происходит комплекс из 26 видов. В выборке этого комплекса более половины экземпляров составляет *Kargalites typicus*, в то время как *Agathiceras uralicum*, который всегда доминировал в других выборках, здесь представлен только несколькими экземплярами.

Нектобентос составляет – 52%. Соотношение подтипов планктона – 6 видов (24%) эволютных и 3 вида (12%) инволютных (Рис. 4.25 б). Бентопелагические формы составляют 12%. Отличия от обобщенного комплекса заключается только в отсутствии трех нектобентосных видов, все другие виды присутствуют. Это вполне закономерно, т.к. практически весь актастинский комплекс происходит из местонахождения на р. Актасты. Кроме него известно всего несколько точек, сборы из которых очень бедны.

Позднеартинский (байгенджинский) комплекс характеризуется в первую очередь резко возросшим таксономическим разнообразием, наивысшим за все время, начиная с верхнего карбона (Рис. 4.3).

Комплекс включает 52 вида 19 родов из 13 семейств. Общее морфополе имеет следующие границы: D = 0,02-0,6; W = 1,4-2,8; S = 0,3-3,4. Нектобентосные виды составляют 39% всего разнообразия. Планктона-1 – 21% и 27% – планктона-2. Бентопелагических видов – 13% (Рис. 4. 26 а).

В байгендинское время происходило бурное видеообразование, в первую очередь среди представителей надсемейства *Neoicocerataceae* (*Paragastrioceras*, *Uraloceras*, *Metalegoceras*, *Eothinites*). Практически все новые виды этой группы являются, согласно нашей интерпретации, планктонными и бентопелагическими. Именно за счет них происходит очень быстрый рост планктонного сегмента комплекса. Внутри планктонной группы заметно выросло число видов с субсферической раковиной, что привело к росту инволютной составляющей этого сообщества. Таким образом, общая доля планктона достигла 48%. В данном случае сокращение доли нектобентосных видов связано не с уменьшением их абсолютного числа (их стало больше на 5 видов), а с резким ростом численности видов, принадлежащих другим жизненным формам.

Уникальным по богатству сборов байгендинских аммоноидей является разрез горы Жиль-Тау в Актюбинской обл. Казахстана. В нижней части подъяруса в основании пачки доломитизированного известняка имеется линзовидный прослой цефалоподовых ракушняков. Различными исследователями из линз собрано более 2000 раковин, принадлежащих 41 виду аммоноидей (Руженцев, 1956 б). Нектобентосные виды составляют 40% всего разнообразия. Планктона – 41%, из которого 14% – инволютного. Бентопелагических видов – 19% (Рис. 4.26 б). Хотя число экземпляров различных видов может колебаться от нескольких штук до трех сотен, распределение обилия раковин по жизненным формам примерно равное. Кроме того, ни один из видов в этой выборке нельзя назвать доминирующим, доля самого многочисленного не превышает 12%. От состава среднего комплекса (для подъяруса) данный комплекс отличается сокращением доли инволютного планктона.

Из уже рассмотренных нами разрезов по соотношению жизненных форм этот комплекс очень близок к сакмарскому комплексу с горы Курмая. По-видимому, причины, приведшие к подобной близости различны. Сакмарские аммоиды из разреза горы Курмая происходят с нескольких уровней, следовательно, отражают некую последовательность сообществ. Все аммоиды из разреза горы Жиль-Тау собраны из одного маломощного слоя. Судя по всему, в данном местонахождении происходила концентрация поплавковых раковин с достаточно большой территории, что объясняет усредненные, довольно близкие доли разных жизненных форм. Дополнительным доказательством сортировки по признаку плавучести, является практически полное отсутствие остатков бентосных беспозвоночных.

Таким образом, на байгенджинский век одновременно приходится завершение закрытия южного окончания Уральского прогиба и пик разнообразия сообщества аммоидей. Это дает возможность предполагать, что прекращение существования этой акватории произошло в геологическом масштабе времени достаточно быстро. Не обнаруживаются никаких признаков деградации аммоидного комплекса, а богатейшие сборы происходят из самой кровли яруса. Кроме того, кунгурские аммоиды, которые известны из разрезов Среднего Урала, таксономически бедны, т.е. преемственность комплекса очень мала. Следовательно, осушение южной части прогиба катастрофически сказалось на сообществе аммоидей, которые не смогли приспособиться к резко изменившимся условиям.

Изменения в экологической структуре сообществ палеозойских аммоидей Уральского палеобассейна во многом связаны с общими изменениями абиотической среды: глубиной бассейна, типом седиментации, пространственным распределением адаптивных зон. Выделяется несколько этапов, на протяжении которых экологическая структура оставалась относительно стабильной.

1. Ранний девон (эмс) – аммоидеи представлены исключительно планктонными формами, эволюционными или с несоприкасающимися оборотами, что отражает начальную стадию эволюции аммоидей, а приуроченность их находок к отложениям открытого шельфа указывает на адаптивную зону их происхождения. Видовое разнообразие очень невелико.

2. Эйфель – фран. Сообщества аммоидей становятся значительно разнообразней экологически, но видовое разнообразие остается низким. Преобладают (более 80%) нектобентосные инволютные формы, планктон представлен эволюционным морфотипом, бентопелагическая жизненная форма представлена одним видом. Встречаются в разнообразных отложениях, что свидетельствует об освоении аммоидеями различных частей моря.

3. Фамен. В фамене произошла коренная перестройка в сообществах аммоидей: резко возросло таксономическое и морфологическое разнообразие, увеличивается доля планктонных (появляется второй морфотип планктона – инволютные формы с медленно возрастающими оборотами) и бентопелагических форм. Максимальное разнообразие аммоидей приурочено к наиболее глубоководным разрезам с конденсированным осадконакоплением. Катастрофическое сокращение биологического разнообразия в конце фамена, в первую очередь, затронуло бентопелагические и эволюционные планктонные формы, что можно связать с обмелением и сокращением площади внешнего, глубокого шельфа. В карбон перешли только инволютные нектобентосные и планктонные формы.

4. Ранний карбон. В раннем карбоне Уральский бассейн может рассматриваться как обширный бассейн эпиконтинентального типа, что отражается и на экологической структуре сообществ аммоидей. В турне и раннем – начале позднего визе преобладают нектобентосные формы, в меньшей степени бентопелагические формы, доля планктонных форм минимальна. В конце визе и в серпухове формируется специфическое сообщество аммоидей, основной чертой которого является

преобладание планктонных и бентопелагических форм, что отражает расширение адаптивной зоны относительно глубоководного внешнего шельфа.

5. Ранний башкир. Новое сообщество аммоидей в раннем башкире после глобальной регрессии в конце серпухова по своей структуре близко к предыдущему, серпуховскому, но в конце раннего башкира происходило сокращение разнообразия за счет уменьшения числа планктонных и бентопелагических форм. Позднебашкирские и московские аммоидеи на территории Урала практически неизвестны.

6. Касимов – байгенджинский подъярус перми. Структура сообществ этого длительного этапа была подвержена некоторым колебаниям, но в целом значительно отличалась от раннекаменноугольной и раннебашкирской. На протяжении этапа преобладали нектобентосные формы с постепенным увеличением доли планктонных и уменьшением доли бентопелагических форм. Характерно, что в конце этапа (байгеджинское время) экологическая структура аммоидей не несет следов резких изменений, которые свидетельствовали бы о его угнетении или деградации и напоминает стадию зрелого сообщества с пропорциональным соотношением жизненных форм. Это свидетельствует, вероятно, о быстром закрытии Уральского прогиба, о быстром изменении абиотических условий, которые не привели к перестройке сообщества.

Список литературы

- Алеев Ю. Г.* Экоморфология. Киев. Наукова думка. 1986. 423 с.
- Алеев Ю. Г., Бурдак В. Д.* Эколо-морфологические конвергенции и единая экоморфологическая система организмов // Экология моря. 1984. Вып. 4. С. 3-17.
- Антошина А. И.* Рифообразование в палеозое (север Урала и сопредельные области). Екатеринбург: УрО РАН, 2003. 304 С.
- Ахметшина Л.З., Гибшман Н.Б., Николаева С.В.* Фаменский нефтегазоносный комплекс Западного Казахстана (Прикаспийский бассейн) // Доклады Казахстанских геологов. Алматы: Казах. Геол. Об-во «КазГео», 2004. С. 89 - 97.
- Балашов З.Г.* Отряд Taphycerida // Основы палеонтологии. Моллюски-головоногие 1. М. Изд-во АН СССР, 1962. С. 77-82.
- Балашова Е. А.* Гониатиты из карбона Берчогура // Ежегодн. Всесюзн. палеонтол. об-ва. 1953. Вып. 14. С. 189 – 202.
- Барсков И. С.* Позднеордовикские и силурийские головоногие моллюски Казахстана и Средней Азии. М. 1972. 112 с.
- Барсков И. С.* Геометрия свернутых раковин цефалопод и ее биологическое значение // Основные направления применения математических методов в палеонтологии. Кишинев, 1976. С. 16 – 19.
- Барсков И. С.* Морфофункциональный анализ спирально свернутых раковин головоногих моллюсков // Современная палеонтология. Т. 1. Москва: Недра, 1988. С. 139 – 159.
- Барсков И. С.* Морфогенез и экогенез палеозойских цефалопод. Изд-во Московского ун-та, 1989. 160 с.
- Барсков И. С.* Почему у аммоидей сложные перегородки и лопастные линии? // Ископаемые цефалоподы: новейшие достижения в их изучении. М.: ПИН РАН, 1999. С. 53 – 61.

Барков И. С., Киселев Г. Н. Динамика разнообразия силурийских цефалопод в различных биохориях// Экосистемные перестройки и эволюция биосферы. Изд. ПИН РАН. 1995.

Вып. 2. С. 41-44.

Богословская М.Ф. Артинские аммоиды Среднего Урала. М.: Изд.-во АН СССР, 1962.
Тр. ПИН АН СССР. Т. 87. 103с.

Богословская М. Ф. Род *Goniatites* и его представители на Южном Урале // Палеонтол. журн. 1966. № 1. С. 38 – 46.

Богословская М. Ф. Аммоиды // Атлас характерных комплексов пермской фауны и флоры Урала и Русской платформы. Л.: Недра, 1986. С.37 – 59.

Богословская М.Ф. Аммоиды из пермских отложений Пай-хоя и острова Вайгач // Палеонтол. журн. 1997. № 6. С.23 - 28.

Богословская М. Ф., Михайлова И.А., Шевырев А.А. Система аммоидей // Система и филогения беспозвоночных. М.: Наука. 1990. С. 69 -98.

Богословская М. Ф., Попов А. В. Аммоиды на границе карбона и перми // Пограничные отложения карбона и перми Урала, Приуралья и Средней Азии: биостратиграфия и корреляция. М. Наука. 1986. С. 56 – 63.

Богословская М. Ф., Попов А. В. Новые виды аммоидей из пограничных отложений карбона и перми Южного Урала // Пограничные отложения карбона и перми Урала, Приуралья и Средней Азии: биостратиграфия и корреляция. 1986. С. 125 – 129.

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

Богословский Б.И. О семействе *Biloclymeniidae fam. nov.* // Докл. АН СССР. 1955. Т. 104, № 1. С. 134-137.

Богословский Б. И. К вопросу о классификации агониатитов // Докл. АН СССР. 1957. Т. 116. № 3. С. 489 – 492.

Богословский Б. И. К вопросу о происхождении отряда Goniatitida // Докл. АН СССР. 1958 а. Т. 123. № 5. С. 921 – 924.

Богословский Б. И. К эволюции семейства Gephuroceratidae Frech, 1901 // Изв. АН СССР. 1958 б. Т. 64. С. 1 – 156.

Богословский Б. И. Новые представители аммоноидей из среднедевонских отложений Приполярного Урала // Палеонтол. журн. 1959. № 3. С. 61 – 65.

Богословский Б.И. Новые находки некоторых малоизвестных представителей девонских аммоноидей // Бюл. МОИП. Отд. геол. 1960 а. Т. 35, № 4. С. 155-156.

Богословский Б.И. Новые представители некоторых малоизвестных родов девонских аммоноидей из фаменских отложений Урала // Палеонтол. журн. 1960 б. № 4. С. 69-73.

Богословский Б. И. Эйфельские аммоноидеи Урала и вопросы классификации агониатитов // Палеонтол. журн. 1961. № 4. С. 60 – 70.

Богословский Б. И. Основы Палеонтологии. Моллюски – головоногие. I. Девонские аммоноидеи. М.: Изд-во АН СССР, 1962 а. С. 60 – 70.

Богословский Б. И. Редкий тип скульптуры у климений // Палеонтол. журн. 1962 б. № 1. С. 166 – 168.

Богословский Б. И. Древнейшие девонские аммоноидеи Урала // Палеонтол. журн. 1963. № 2. С. 26 – 37.

Богословский Б.И. Carinoclymenia - новый род семейства Rectoclymeniidae // Палеонтол. журн. 1965. № 4. С. 88-91.

Богословский Б.И. Девонские аммоноидеи. I. Агониатиты. М. : Изд-во АН СССР, 1969. 341 с. (Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. Т. 124).

Богословский Б.И. Девонские аммоноидеи. II. Гониатиты. М. : Изд-во АН СССР, 1971. 228 с. (Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. Т. 127).

Богословский Б. И. Новые раннедевонские головоногие Новой Земли // Палеонтол. журн. 1972. № 4. С. 44 – 51.

Богословский Б.И. Новое семейство климений // Палеонтол. журн. 1975. № 3. С. 35-41.

Богословский Б. И. Ранний онтогенез и происхождение климений // Палеонтол. журн. 1976. № 2 С. 41 – 50.

Богословский Б. И. О семействе Miroclymeniidae Schindewolf, 1924 // Палеонтол. журн. 1977. № 4. С. 47 – 58.

Богословский Б.И. Cteroclymenia - новый род семейства Rectoclymeniidae // Палеонтол. журн. 1979 а. № 1. С. 140-143.

Богословский Б. И. Систематика и филогения климениин // Палеонтол. журн. 1979 б. № 2. С. 32 – 47.

Богословский Б.И. Девонские аммоноидеи. III. Климении (Подотряд Gonioclymeniina) // М: Изд-во АН СССР, 1981. Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. Т. 191. 124 с.

Богословский Б.И. Интересная форма приустьевых образований на раковине климений // Докл. АН СССР. 1982. Т. 264. № 6. С. 1483-1486.

Богословский Б.И. Новый род семейства Carinoclymeniidae // Палеонтол. журн. 1983. № 3. С. 196-109.

Богословский Б. И., Кузина Л. Ф. Позднедевонские аммоноидеи бассейна реки Кожим на Приполярном Урале // Палеонтол. журн. 1980. № 2. С. 67 – 73.

Богословский Б. И., Пославская И. А., Беляев О. Е. Находки франских аммоноидей в Центральном Казахстане // Палеонтол. журн. 1982. № 3. С. 35 – 40.

Бойко М. С. Морфометрические методы в изучении аммоноидей // Современные проблемы изучения головоногих моллюсков. Морфология, систематика, эволюция, биостратиграфия. Материалы всероссийского совещания. М.: ПИН РАН, 2006. С. 85 - 88.

Борисенков К. В. Эволюция уральских сомоголитов на рубеже карбона и Перми // Вестник С-Пб. ун-та. Сер. 7. 2002. Вып. 1. № 7. С. 78 – 83.

Борисенков К. В. Зональное расчленение гжельского яруса на Южном Урале и их межрегиональная корреляция // Региональная геология и металлогения. 2003. № 18. С. 73 – 82.

Борисенков К. В. О некоторых пермских сомоголитидах (Amonoidea) Урала // Палеонтол. журн. 2004. № 1. С. 19 – 25.

Воинова Е.В. Некоторые аммоноидеи из байгенджинского горизонта артинского яруса Южного Урала // Тр. Всесоюзного геол.развед. объединения. 1934. Вып. 352. С. 1-60.

Герасимов Н. П. Уральский отдел пермской системы // Уч. зап. Каз. гос. ун-та. 1937. Т. 97. Кн. 3 – 4, геология. Вып. 8 – 9. 68 с.

Другиц В. В., Богословская М. Ф., Догужаева Л. А. Эволюция септальных трубок у аммоноидей // Палеонтол. журн. 1976. № 1. С. 41 – 56.

Другиц В.В., Шиманский В.Н. Основные вопросы систематики наружнораковинных головоногих // Бюлл. МОИП. 1982. отд. геолог. Т. 57. № 6. С. 94 -107.

Журавлева Ф. А. Девонские наутилоиды. Отряд Discosorida // Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. 1972. Т. 134. 320 с.

Журавлева Ф. А. Перегородочные трубки в эволюции цефалопод // Палеонтол. журн. 1994. № 3. С. 55 – 76.

Журавлева Ф. А., Догужаева Л. А. Камерные отложения псевдортцерид и актиноцерид под сканирующим электронным микроскопом // Ископаемые цефалоподы: новейшие достижения в их изучении. М.: ПИН РАН, 1999. С. 213 - 269.

Захаров Ю.Д. Рост и развитие аммоноидей и некоторые проблемы экологии и эволюции // Сб. Систематика и экология головоногих моллюсков. Л-д: 1983. С.26-31.

Захаров Ю.Д. Онтогенез пермских Pronoritidae и Medlicottiidae и проблема происхождения цератитов // Систематика и эволюция беспозвоночных Дальнего Востока. Владивосток: Изд.-во ДВНЦ АН СССР. 1984. С. 23-40.

Иванова Р. М. Зональная стратиграфия и границы среднего карбона на Урале по фузулинидам // Зональные подразделения карбона общей стратиграфической шкалы России: матер. Всеросс. совещания 29-31 мая 2000г. Уфа: Гилем, 2000. С. 44 – 46.

Иванова Р. М. Фузулинидовые зоны московского яруса Урала // Стратиграфия и палеогеография карбона Евразии. Сб. научн. статей. Екатеринбург: Ин-т геологии и геохимии УрО РАН, 2002. С. 127 – 138.

Иванова Р. М., Чувашов Б. И. Биogeографические и фациальные особенности зональных комплексов фузулинид среднего карбона Урала и смежных областей // Границы биостратиграфических подразделений карбона Урала. Свердловск: УрО РАН, 1990. С. 130 – 142.

Карпинский А. П. Разведки ископаемого угля, произведенные в Уфимской и Оренбургской губерниях в 1868 г. // Горный журн. 1869. Т. 4. № 11. С. 213 – 219.

Карпинский А. П. Геологические исследования в Оренбургском крае // Записки Мин. обва. 1874. Сер. 2. Ч. 9. С. 212-310.

Карпинский А. П. О нахождении остатков климений на Урале // Изв. зап. Ленингр. ун-та, Сер. геол.-почв. наук. 1984. Вып. 11. С. 137 – 166.

Карпинский А.П. Об аммонеях артинского яруса и о некоторых сходных с ними каменноугольных формах. СПб. 1890. С. 1-192.

Кашкаров Д. Н. Среда и сообщество. М.: Медгиз., 1933. 244 с.

Кинд Н.В. Гониатиты и климении западного склона Мугоджарских гор // Учен. зап. Ленингр. ун-та. 1944. Вып. 11. С. 137-166.

Киселев Д. Н. Количественное описание формы поперечного сечения раковины аммонитов на основе морффункционального подхода // Современные проблемы изучения головоногих моллюсков. Морфология, систематика, эволюция, биостратиграфия. Матер всеросс. совещания. М.: ПИН РАН, 2006. С. 92 - 96.

Колотухина С.Е. К вопросу о климениевых фациях неодевона Центрального Казахстана // Изв. АН СССР. Сер. геол. 1938. № 5/6. С. 671-686.

Коновалова В. А. Особенности распространения визейских аммоноидей на Приполярном Урале // Экосистемные перестройки и эволюция биосферы. М.: ПИН РАН, 2004. Вып. 6. С. 119-124.

Коновалова В. А. Морфологическая и экологическая эволюция аммоноидей Уральского палеобассейна на рубеже визе и серпухова // Современные проблемы изучения головоногих моллюсков. Морфология, систематика, эволюция, биостратиграфия. Матер. Всеросс. совещания. М.: ПИН РАН, 2006. С. 54 - 57.

Коновалова В. А., Соболев Д. Б. Визейские аммоноидеи из отложений Большенадотинского биогермного массива (Приполярный Урал) // Матер. Междунар. совещания «Геология рифов». Сыктывкар: Ин-т Геологии Коми НЦ УрО РАН, 2005. С. 81-84.

Кочеткова Н.М., Рейтлингер Е.А., Пазухин В.Н. Граница девона и карбона на Южном Урале // Граница девона и карбона на территории СССР. Матер. Всесоюз. совещ., Минск, апрель, 1986. Минск: БелНИГРИ, 1986. С. 173-176.

Криволуцкий Д. А. Современные представления о жизненных формах животных // Экология. 1971. №3. С.19-25.

Кротов П. И. Артинский ярус. Геолого-палеонтологическая монография артинского песчаника // Тр. Об-ва естествоиспыт. при Казан. ун-те. 1885. Т.13. Вып. 5. 314с.

Кротов П. И. Геологические исследования на западном склоне Соликамского и Чердынского Урала // Тр. Геол. комитета. 1888. Т. 6. № 1. 563 с.

Кузина Л. Ф. Новые и мало известные нижневизейские (саурские) аммоноидеи //Палеонтол. журн. 1971. № 1. С. 37 – 48.

Кузина Л. Ф. К ревизии рода Muensteroceras // Палеонтол. журн. 1973. № 3. С. 14 – 25.

Кузина Л. Ф. Саурский комплекс раннекаменноугольных аммоноидей // Палеонтол. журн. 1974. № 4. С. 18 – 31.

Кузина Л. Ф. Саурские аммоноидеи // Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. 1980. Т. 181. 108 с.

Кузина Л.Ф. О некоторых новых раннекаменноугольных аммоноидеях Урала // Палеонтол. журн. 1983. № 4, С. 91-95.

Кузина Л. Ф. К ревизии рода Imitoceras (Ammonoidea) // Палеонтол. журн. 1985. № 3. С. 35 – 48.

Кузина Л. Ф. Аммоиди из пограничных турнейско-визейских отложений Пай-Хоя и Южного Урала // Палеонтол. журн. 2000. № 5. С. 16 – 24.

Кузина Л. Ф., Коновалова В. А. Новые аммоиди из пограничных турнейско-визейских отложений на реке Кожим (Приполярный Урал) // Палеонтол. журн. 2004. №1. С. 10 – 18.

Кузина Л. Ф. Попов А. В. Древнейшие гониатитины (Ammonoidea) с Южного Урала // Палеонтол. журн. 1997. № 1. С. 30 – 36.

Кузина Л. Ф., Соболев Д. Б. Среднетурнейская фауна с Goniocyclus // Сыктывкарский палеонтологический сборник № 6. Тр. Ин-та геологии Коми научного центра УрО РАН. 2005. Вып. 117. С. 79 – 85.

Кузина Л.Ф., Яцков С.В. Представители надсемейства Neoglyphiocerataceae в домбарских (нижний карбон) отложениях Новой Земли // Ископаемые цефалоподы: пути эволюции и систематика отдельных групп. М.: Наука, 1990. Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. Т. 243. С. 51 – 65.

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

Кулагина Е. И. Пазухин. В. Н., Николаева С. В., Кочетова Н. Н. Зональное расчленение сюранского горизонта башкирского яруса на Южном Урале по аммоидиям, конодонтам, фораминиферам и остракодам // Стратиграфия. Геол. корреляция. 2000. Т. 8. № 32. С. 38 – 56.

Кулагина Е. И., Пазухин В. Н., Кочеткова Н. М., Синицына З. А., Кочетова Н. Н. Стратотипические и опорные разрезы башкирского яруса карбона Южного Урала. Уфа: Гилем, 2001. 139 с.

Левен Э. Я., Бойко М. С., Реймерс А. Н., Леонова Т. Б., Богословская М. Ф. Нижняя пермь окрестностей села Верхнеозерное (Оренбургская область, Южный Урал) // Стратиграфия. Геол. корреляция. 2002. Т. 10. № 5. С. 44 – 58.

Леонова Т.Б., Воронов А.В. Онтогенетическое развитие лопастной линии раннепермского рода аммоидей Synartinskia // Палеонтол. журн. 1989. № 1. С. 113 -116.

- Либрович Л.С.* Каменноугольные аммоноидеи с Южного острова Новой Земли // Тр. Арктического ин-та АН СССР. 1938. Т. 101. С. 47 – 107.
- Либрович Л. С.* Каменноугольные отложения районов р. Шартымки и верховий р. Урала // Тр. Центр. н-и. геолого-разв. ин-та. 1939 а. Вып. 114. С. 1 – 43.
- Либрович Л. С.* Класс Головоногие – *Cephalopoda* // Атлас руководящих форм ископаемых фаун СССР. Т. V. (Средний и верхний отделы каменноугольной системы). М. – Л.: Госгеолиздат, 1939 б. С. 130 – 141.
- Либрович, Л.С.* Класс *Cephalopoda*. Цефалоподы // Атлас руководящих форм ископаемых фаун СССР. Т. IV (Нижний отдел каменноугольной системы). М. – Л.: Госгеолиздат, 1941. С. 132-153.
- Либрович Л. С.* О некоторых новых группах гониатитов из каменноугольных отложений СССР // Ежегодн. Всес. палеонтол. о-ва. 1957. Т. 16. С. 246-272.
- Ляшенко Г. П.* Гониатиты основания франского яруса Тимана // Изв. АН СССР, сер. геол. 1956. № 5. С. 87 – 92.
- Ляшенко Г. П.* Новые виды девонских гониатитов // Тр. ВНИГНИ. 1957. Вып. 8. С. 192 – 211.
- Максимова С. В.* О некоторых новых видах артинских аммонитов // Бюлл. Моск. о-ва испыт. прир. Отд. геол. 1935. Т.13. Вып. 2. С. 273-288.
- Максимова С. В.* О некоторых представителях семейства *Pronoritidae* // М.: Изд-во АН СССР, 1938. Тр. ПИН АН СССР. Т. 9. Вып. 1. С. 1-44.
- Максимова С. В.* К фаунистической характеристике артинского яруса s. str. // Докл. АН СССР. 1945. Т. 46. № 2. С. 74 – 76.
- Максимова С. В.* Аммониты из нижней части швагериновых слоев р. Юрзани // М.: Изд-во АН СССР, 1948. Тр. ПИН АН СССР. Т. 14. Вып.4. С. 1-42.
- Максимова С. В.* Эколо-фациальные особенности и условия образования доманика. М.: Наука, 1970. 84 с.

Мизенс Г. А. Верхнепалеозойский флиш Западного Урала. Екатеринбург: УрО РАН, 1997.

230 с.

Мизенс Г. А. Седиментационные бассейны в палеозойской истории Южного Урала //

Осадочные бассейны Урала и прилегающих регионов: закономерности строения и минералогия. Екатеринбург: ИГиГ УрО РАН, 2000. С. 53 – 67.

Мизенс Г. А. О седиментационных бассейнах раннего и среднего карбона на юге Урала //

Стратиграфия и палеогеография карбона Евразии. Сборник научных статей.

Екатеринбург: Ин-т геологии и геохимии УрО РАН, 2002. С. 213 – 219.

Наливкин Д.В. Отчет о работах между реками Зилим и Зиган в 1925 г. // Изв. Геол. ком.

1926. Т. 45. № 4.

Наливкин Д.В. Стерлитамакское пересечение Южного Урала // XVII Междунар. геол. конгр. Пермская экскурсия: Южный маршрут. 1937. С. 93-116.

Наливкин Д.В. Турнейский ярус Стерлитамакского района // Материалы ВСЕГЕИ.

Палеонтология и стратиграфия. 1945. Сб. 4. С. 11-23.

Наливкина А.К. Верхнедевонские гониатиты и климении Мугоджар // Тр. Всесоюз. нефт. н.-и. геол.-развед. ин-та. Н. С. 1953. Вып. 72. С. 60-125.

Несис К. Н. Экологическая классификация (жизненные формы) головоногих моллюсков // Итоги науки. Сер. зоол. беспозв. Т. 2. Промысловые моллюски. М.: Наука, 1973. С. 8 – 59.

Несис К. Н. Эволюция жизненных форм головоногих моллюсков // Тр. Ин-та океанол. АН СССР. 1975. Т. 101. С. 124 – 142.

Несис К. Н. Экологическая эволюция головоногих моллюсков // Моллюски, их система, эволюция и роль в природе. Сб. 5. Л.: Наука, 1976. С. 152 – 155.

Николаева С. В. Аммоидеи из богдановского горизонта (средний карбон) Южного Урала // Палеонтол. журн. 1999. № 1. С. 12 – 19.

Николаева С. В. Сообщество аммоидей из домбарского известняка (Южный Урал) // Современные проблемы изучения головоногих моллюсков. Морфология, систематика, эволюция и биостратиграфия. Матер. Всеросс. совещания. М.: ПИН РАН, 2006. С. 73 – 75.

- Николаева С.В., Богословский Б.И.* Девонские аммоиды. IV. Климентии (подотряд Clymeniina) // Тр. Палеонтол. ин-та РАН. 2005. Т. 287. 220с.
- Пазухин В.Н., Горожанина Е.Н.* Разрез “Верхняя Кардаиловка” // Путеводитель геологических экскурсий по карбону Урала. Ч. 1. Южноуральская экскурсия // Екатеринбург: Ин-т геологии и геохимии УрО РАН, 2002. С. 59-67.
- Пазухин В.Н., Кулагина Е.И., Николаева С.В., Кочетова Н.Н., Коновалова В.А.* Зональное расчленение верхневизейских и серпуховских отложений в разрезе Верхняя Кардаиловка (Восточный склон Южного Урала) // Стратиграфия и палеогеография карбона Евразии. Сб. научн. статей. Екатеринбург: Ин-т геологии и геохимии УрО РАН, 2002. С. 220-229.
- Палеонтологический словарь. Ред. Безносова Г.А., Журавлева Ф.А. М.: Наука, 1965. С. 117.
- Платонов Е. Г., Черняк Г. Е.* Каменноугольные отложения Южного острова Новой Земли // Геология Южного острова Новой Земли. Л.: Севморгеология, 1982. С. 25 – 36.
- Попов А. В.* Аммоиды (Ammonoidea) // Палеонтологический атлас каменноугольных отложений Урала. Тр. ВНИГРИ. 1975. Т. 383. С. 111-130.
- Пучков В.Н.* Палеогеодинамика Южного и Среднего Урала. Уфа: Даурия, 2000. 146 с.
- Пэрна Э.Я.* Аммонеи верхнего неодевона восточного склона Урала // Тр. Геол. ком. Н. сер. 1914. Вып. 99. С. 1-114.
- Раузер-Черноусова Д. М.* Стратиграфия верхнекаменноугольных и артинских отложений Башкирского приуралья // Тр. Ин-та геол. наук. 1949. Вып. 105, геол. сер. № 35. С. 3-21.
- Руженцев В.Е.* Палеонтологические заметки о каменноугольных и пермских аммонеях // Пробл. сов. геол. 1936. Т. 6. № 12. С. 1072-1088.
- Руженцев В.Е.* Проблема карбона и перми // Бюлл. МОИП. Отд. геол. 1937. Т. 15. №5. С. 401-411.
- Руженцев В.Е.* Аммонеи сакмарского яруса и их стратиграфическое значение // Пробл. палеонтол. 1938. Т. 4. С. 187-285.

- Руженцев В.Е.* Представители семейства Dimorphoceratidae Hyatt в каменноугольных отложениях Урала // Докл. АН СССР. 1947а. Т.56. № 5. С. 521 – 524.
- Руженцев В.Е.* Новый род из семейства Cheiloceratidae в намюрских отложениях Урала // Докл. АН СССР. 1947б. Т. 57. № 3. С. 281 – 284.
- Руженцев В.Е.* Некоторые новые намюрские аммониты из Актюбинской области // Докл. АН СССР. 1949а. Т. 67. № 4. С. 737 – 740.
- Руженцев В.Е.* Систематика и эволюция семейств Pronoritidae Frech и Medlicottiidae Karpinsky // Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. 1949б. Т. 19. С. 1 – 204.
- Руженцев В.Е.* Верхнекаменноугольные аммониты Урала // Тр. ПИН РАН СССР. 1950. Т. 29. 220с.
- Руженцев В. Е.* О нахождении рода Pseudoparalegoceras в Актюбинской обл. Казахской ССР // Докл. АН СССР. 1951а. Т. 78. № 4. С. 769 – 772.
- Руженцев В.Е.* Нижнепермские аммониты Южного Урала. 1. Аммониты сакмарского яруса // Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. 1951б. Т. 33. С. 1-188.
- Руженцев В. Е.* Первые представители семейства Welleritidae из среднекаменноугольных отложений Урала // Докл. АН СССР. 1952а. Т. 84. № 1. С. 131 – 134.
- Руженцев В.Е.* Биостратиграфия сакмарского яруса в Актюбинской области Казахской ССР // Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. 1952б. Т. 42. 85с.
- Руженцев В. Е.* К вопросу о происхождении семейства Shumarditidae // Докл. АН СССР. 1955. Т. 103. № 6. С. 1107 – 1110.
- Руженцев В.Е.* О некоторых новых родах аммоидей // Докл. АН СССР. 1956а. Т. 107.
- Руженцев В.Е.* Нижнепермские аммониты Урала.: П. Аммониты артинского яруса // Тр. ПИН АН СССР. 1956б. Т. 60. С. 1-271.
- Руженцев В.Е.* Два новых рода гониатитов в нижнем намюре Южного Урала // Докл. АН СССР. 1958. Т. 122. № 2. С. 293 – 296.
- Руженцев В.Е.* Принципы систематики, система и филогения палеозойских аммоидей. М.: Изд-во АН СССР, 1960. 331 с.

Руженцев В.Е.(ред.) Основы палеонтологии. Моллюски – головоногие. 1. М. Изд-во АН СССР, 1962. 438 с.

Руженцев В. Е. Основные комплексы аммоноидей каменноугольного периода // Палеонтол. журн. 1965. № 2 С. 3.

Руженцев В.Е. Визейские аммоноиды на Южном Урале // Палеонтол. журн. 1966. № 1. С. 47 – 59.

Руженцев В.Е., Богословская М.Ф. Намюрский этап в эволюции аммоноидей.

Ранненамюрские аммоноиды // Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. 1971. Т. 133. 382 с.

Руженцев В.Е., Богословская М.Ф. Намюрский этап в эволюции аммоноидей.

Поздненамюрские аммоноиды // Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. 1978. Т. 167. 336 с.

Северцов С. А. Дарвинизм и экология//Зоол. журн. 1937. Т. 16. Вып. 4. С. 591-613.

Соболев Д. Б. Остракоды и биостратиграфия турнейского яруса севера Урала.

Екатеринбург: УрО РАН, 2005. 115 с.

Соболев Н. Н., Матвеев В. П. Биостратиграфическое обоснование ярусных границ каменноугольной системы на Новой Земле // Стратиграфия и палеогеография карбона Евразии. Екатеринбург: Ин-т Геологии и геохимии Уро РАН, 2002. С. 288 – 292.

Старобогатов Я. И. Косноконхи и их значение для филогении и систематики некоторых классов моллюсков // Палеонтол. журн. 1974. № 1 С. 3 – 18.

Старобогатов Я. И. Система головоногих моллюсков // Систематика и экология головоногих моллюсков Л.: ЗИН, 1983. С. 4 – 7.

Султанаев А.А. Опорные разрезы турнейского яруса Южного Урала - Уйсули, Ряузяк, Зиган // Опорные разрезы и фауна турнейского яруса на Южном Урале. Л., 1973. С. 8-67. (Тр. ВНИГРИ; Вып. 346).

Токаренко Л. Фауна верхнедевонских известняков окрестностей г. Верхнеуральска Оренбургской губ. // Тр. О-ва естествоисп. при Казан. ун-те. 1903. Т. 37, вып. 2. С. 1-40.

- Тяжева А.П.* Стратиграфия девонских отложений западного склона Южного Урала // Девонские отложения Башкирии. М.: Изд-во АН СССР, 1961. Ч. 1: Стратиграфия. С. 5-130.
- Хворова И. В.* Флишевая и нижнемолассовая формации Южного Урала // Тр. Геол. ин-та АН СССР. 1961. Вып. 37. 352 с.
- Чернов А. А.* Артинский ярус. Аммонеи бассейнов Яйвы, Косьвы и Чусовой // Бюлл. Моск. о-ва испыт. прир. Нов. сер. 1907. Т. 20. № 3, 4. С. 270-401.
- Чернышев Ф.Н.* Фауна среднего и верхнего девона западного склона Урала // Тр. Геол. ком. 1887. Т. 3, № 3. С. I-XII, 1-208.
- Чуваишов Б. И., Иванова Р. М., Колчина А. Н.* Верхний палеозой восточного склона Урала (стратиграфия и геологическая история). Свердловск: УНЦ АН СССР, 1984. 230 с.
- Чуваишов Б.И., Черных В.В., Богословская М.Ф.* Биостратиграфическая характеристика стратотипов ярусов нижней перми // Стратиграфия. Геол. корреляция. 2002. Т. 10. № 4. С. 3-19.
- Чумаков Н.М., Жарков М.А.* Климат во время пермо-триасовых биосферных перестроек. Ст. 1. Климат ранней перми // Стратиграфия. Геол. корреляция. 2002. Т. 10. № 6. С. 62-81.
- Шевырев А. А.* Триасовые аммоноиды // Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. 1986. Т. 217. 184 с.
- Шевырев А. А.* Макросистема цефалопод: исторический обзор, современное состояние и нерешенные проблемы. 1. Основные особенности и общая классификация головоногих моллюсков // Палеонтол. журн. 2005. № 6. С. 33 – 42.
- Шевырев А. А.* Макросистема цефалопод: исторический обзор, современное состояние и основные проблемы. 2. Классификация наутилоидных цефалопод // Палеонтол. журн. 2006а. № 1. С. 43 – 52.
- Шевырев А. А.* Макросистема цефалопод: исторический обзор, современное состояние и основные проблемы. 3. Классификация бактритоидей и аммоноидей // Палеонтол. журн. 2006б. № 2. С. 34 - 46.

Шиманский В.Н. Надотряд Nautiloidea. Общая часть// Основы палеонтологии. Моллюски-головоногие 1. М. Изд-во АН СССР, 1962. С. 66-68.

Шиманский В.Н. Наутилида (изученность, стратиграфическое и географическое распространение, этапы развития) // Тр. Палеонтол. ин-та. АН СССР. 1979. Т. 170. 67с.

Шиманский В.Н., Журавлева Ф.А. Основные вопросы систематики наутилоидей и родственных групп // Труды ПИН АН СССР. 1961. Т. 90. 205 с.

Юдина Ю. А., Москаленко М. Н. Опорные разрезы франского яруса Южного Тимана // Путеводитель полевой экскурсии. Ухта. 1997. 80 с.

Яншиевский М. Э. Материалы к познанию палеозойской фауны Новой Земли // Тр. Геол. и минералог. музея АН СССР. 1926. Т. 5. Вып. 4. С. 73 – 116.

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

Ahr W.M. Carbonate Ramps, 197-1996: A Historical Review // Geol. Soc. London, Special Publ. 1998. V. 149. P. 7-14.

Alekseev A. S., Kononova L. I., Nikishin A. M. The Devonian and Carboniferous of the Moscow Sineclise (Russian Platform): stratigraphy and sea-level changes // Tectonophysics. 1996. V. 268. № 2. P. 149 – 168.

Barskov I. S., Simakov K. V., Alekseev A. S. Devonian-Carboniferous transitional deposits of the Berchogur section, Mugodzhary, USSR (Preliminary report) // Cour. Forsch. Inst. Senckenberg. 1984. V. 67. P. 207-230.

Bayer, U., G. R. McGhee Jr.. Iterative evolution of Middle Jurassic ammonite faunas // Lethaia. 1984. Vol. 17. P. 1–16.

Becker R.T. Anoxia, eustatic changes, and Upper Devonian to lowermost Carboniferous global ammonoid diversity // The Ammonoidea: Environment, ecology, and evolutionary change. Ed. M.R. House. Oxford: Clarendon press, 1993. P. 115-163 (Syst. Assoc.; Spec. Pap. Vol. 47).

Boiko M. S. Late Paleozoic Ammonoids with a Nonventral Siphuncule //Paleontol. Journ. Vol. 39, Suppl. 5, 2005. P. 607-614.

- Borisenkov K. V.* New dates for the Upper Carboniferous (Pennsylvanian) genus Neodimorphoceras (Ammonoidea) // VI Intern. Symp. Cephalopods - Present and Past. Fayetteville, 2004. P. 27-28.
- Chamberlain J. A. Jr.* Flow patterns and drag coefficients of cephalopod shells // Palaeontology. 1976. V. 19. P. 593 – 563.
- Chamberlain J. A. Jr.* Motor performance and jet propulsion in *Nautilus*: implications for cephalopod paleobiology and evolution // Bulletin of the American Malacol. Union. 1980. P. 37-42.
- Chamberlain J. A. Jr.* Hydromechanical design of fossil cephalopod / The Ammonoidea. Syst. Assoc. Spec. V. 18. Academic press. London, 1981. P. 289-336.
- Crick, R. E.* The practicality of vertical cephalopod shells as paleobathymetric markers. Geol. Soc. of America. 1983. Bul. 94. P. 1109–1116.
- Denton E. J., Gilpin-Brown J. B.* The buoyancy of the cuttlefish *Sepa officinalis* (L.) // J. Mar. boil. Assoc. U. K. 1961. V. 41. P.319 – 342.
- Denton E. J., Gilpin-Brown J. B.* Futher observations on the buoyancy of *Spirula* // Ibid. 1971. V. 51. P. 363 – 373.
- Denton E. J., Gilpin-Brown J. B., Howart J. V.* The osmotic mechanisms of the cuttlebone // Ibid. 1961. V. 41. P. 351 – 364.
- Dollo L.* Les Cephalopodes adapte a la vie nectonique secondaire et a le vie bentonoque tertiare // Zool. Jb.Suppl. 1912. Bd.1.P.105-140.
- Dollo L.* Les Cephalopodes Deroules et l'Irreversibilite de l'Evolution // In Koninklijk Zoologisch Genootschap Natura Artis Magistra te Amsterdam. Leiden: N. V. Boekhandel en Drukkerij voorheen E.J. Brill. 1919-22. P. 215-226.
- Donovan D. T.* Cephalopod phylogeny and classification // Biol. Rev. 1964. V. 39. № 3. P. 259 – 287.
- Dzik J.* Origin of the Cephalopoda // Acta Paleontologica Polonica. 1981.V. 26. N2. P.161-191.

Flower R. H. Studies of the Actinoceratida // Mem. Inst. Mine Technol. New Mex. 1957. V. 9.

68 p.

Flower R. H. The nautiloid order Ellesmeroceratida // Mem. Inst. Mine and Technol. New Mex. 1964. V. 12. 234p.

Flower R. H., Kummel B. A classification of the Nautiloidea // J. Paleontol. 1950. V. 24. № 5. P. 604 – 616.

Friederichs K. Die Grundfragen Gesetzmäßigkeiten der land- und forstwirtschaftlichen Zoologie, insbesondere der Entomologie. 1930. Berlin: Parey. Bd. 1. 417 S; Bd. 2. 463 S.

Furnish W. M., Glenister B. F. Tarphycerida // Treatise on Invertebrate Paleontology. 1964. Pt. K. P. 343 – 368.

Gams H. Principienfragen der Vegetationforschung. Ein Beitrag zur Bergiffsklarung und Vethodik der Biocenologie// Vierteljahrsschr. Naturf.Ges.Zurich. 1918, 63. S. 293-493.

Gregoire C. Experimental alternation of the Nautilus shell by factors involved in diagenesis and metamorphism. Pt. 1. Thermal changes in conchiolin matrix of mother-of-pearl // Bull. Inst. R. Sci. nat. Belg. 1968. T.44. N 25. 69 p.

Gould S. J. Wonderful life. Ed. W.W. Norton. New York, 1989. 348 p.

Hewitt R. A. On the connecting rings of the Pseudorthocerataceae (Carboniferous Cephalopoda) // J. Molluscan Studies. 1982. V. 48. P. 374 – 375.

House M. R. On the origin, classification and evolution of the early Ammonoidea // The Ammonoidea. N.Y.: Acad. Press., 1981. P. 3 – 36.

Hyatt A. Cephalopoda in Zittel // Text-book of Palaeontology. 1900. V. 1. Ed.1. P. 502-592

Jacobs D. K. Shape, Drag and Power Consumption in Ammonoid Swimming // Paleobiology. 1992. V. 18. № 2. P. 203 – 220.

Kiselev G. N. On the Paleoecology of Silurian Cephalopods // Geosc. Mag. "Chigakukenkyi" . 1992. V. 41. № 3. P. 145 – 148.

Klebaba I. Gradual opening of the siphonal tube in orthoconic cephalopod from Silurian of Central Bohemia (Czech Republic) // J. Czech Geol. Soc. 1999a. V. 44. N1-2. P.131-136.

- Klebaba I.* Sipho-cameral structures in some Silurian cephalopods from Barrandian area (Bohemia) // Acta Musei Nationalis Pragae. 1999b. Ser. B. Historia Naturalis. V. 55. N 1-2. P. 1-15.
- Kobayashi T.* The ancestry of the Cephalopoda. From *Helcionella* to *Plectronoceras*// Proceeding Japan Academy. 1987. V.63. Ser. B. N5. P. 135-138.
- Korn D.* Morphospace occupation of ammonoids at the Devonian-Carboniferous Boundary // Paläontol. Zeitschrift. 2000. Bd. 74. H. 3. S. 247 – 257.
- Korn D., Ebbighausen V., Bockwinkel J., Klug C.* The A-mode sutural ontogeny in prolecanitid ammonoids // Palaeontology. Vol. 46. Part 6. 2003. Pp. 1123 – 1132.
- Korn, D., Klug C.* Morphological pathways in the evolution of Early and Middle Devonian ammonoids // Paleobiology. 2003. V. 29. № 3. P. 329–348.
- Korn, D., Klug C.* Occluded umbilicus in the Pinacitinae (Devonian) and its palaeoecological implications // Palaeontology. 2002. V. 45. № 4. 917-931.
- Krammer T.W., Ausich W.I.* The “Age of Crinoids”: A Mississippian Biodiversity Spike Coincident with Widespread Carbonate Ramps // Palaios. 2006. V. 21. P. 238 – 248.
- Kröger B.* Adaptive evolution in Paleozoic coiled cephalopods // Paleobiology, 2005. V. 31. № 2., P. 253–268.
- Kuhnelt W.* Grundriss der Ökologie . 1970. Jena. VEB Fisher. 433 S.
- Kümmel B.* Nautiloidea – Nautilida // Treatise on Invertebrate Paleontology. 1964. Pt. K. P. 383 – 457.
- Kusina L. F.* Biostratigraphic distribution of the Lower Carboniferous ammonoids in Northern Russia // Advancing Research on Living and Fossil Cephalopods.N-Y - Kansas. 1999. P. 505 – 519.
- Leonova T.B.* Permian ammonoids: Classification and Phylogeny // Paleontolog. Journ. 2002. Vol.36. Suppl.1. P. S1-S114.

Malyshev N. Tectonic evolution of the Pechora Basin // Pan-Arctic Palaeozoic Tectonics, Evolution of Basins and Faunas. (Ichtyolith Issues Spec. Publ. 6). Syktyvkar: Geoprint, 2000. P. 56 – 58.

Moore R. C.(ed.). Treatise on Invertebrate Paleontology. Part L. Mollusca 4. Univ. Kansas Press, 1957. 490 p.

Moore R. C.(ed.). Treatise on Invertebrate Paleontology. Part K. Mollusca 3. Univ. Kansas Press, 19647. 519 p.

Mutvei H. Ultrastructural studies on cephalopoda shells. P. 2. Orthoconic cephalopods from the Pennsylvanian Buckhorn Asphalt // Bull. Geol. Inst. Univ. Uppsala. New Ser. 1972. V. 3 № 9. P. 263 – 272.

Mutvei H. The Nacreous Layer in Molluscan Shell // The Mechanisms of Biomineralization in Animals and Plants (Ed. M. Omori and N. Watabe). Tokai University Press. 1980. P.8.

Mutvei H. Characterization of actinoceratoid cephalopods by their siphuncular structure // Lethaia. 1997. V. 29. № 4. P/ 339 – 348.

Nikolaeva S. V. Morphological Diversity of Ammonoids from the Lower Namurian of Central Asia // Advancing Research on Living and Fossil Cephalopods. New York, 1999. P. 295-313.

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

Nikolaeva, S.V., Bogoslovsky, B.I. Late Famenian Ammonoids from the Upper Part of the Kiya Formation of the South Urals // Paleontol. Journal. 2005, Vol. 39. Suppl. 5. P. S527-S537.

Nikolaeva S.V., Gibshman N.B., Kulagina E.I., Barskov I.S., Pazukhin V.N. Correlation of the Visean-Serpukhovian boundary in its type region (Moscow Basin) and the South Urals and a proposal of boundary markers (ammonoids, foraminifers, conodonts) // Newsl. Carb. Stratigr. 2002. V. 20. P. 16-21.

Raunkiaer C. Types biologiques por la geographie botanique // Dan. vid. selsk. Forhandl. 1905. N 5. S. 345-437.

Raup D. M. Geometric analysis of shell coiling. General problems // J. Paleontol. 1966. V. 40. P. 1178 – 1190.

Raup D. M. Geometric analysis of shell coiling: coiling in ammonoids // J. Paleontol. 1967. V. 47. № 1. P. 43 – 65.

Remane A. Die Bedeutung der Lebenformtypen für die Ökologie// Biol. Gen. 1943. Bd. 17. H. 1/2. S. 164-182.

Reyment R. A. Factors in the distribution of fossil cephalopods. Part 3. Experiments with exact models of certain shell types // Bull. Geol. Inst. Univer. Uppsala, 1973. N. s. V. 4. P. 7-41.

Saunders W. B., Swan A. R. H. Morphology and Morphologic Diversity of Mid-Carboniferous (Namurian) Ammonoids in Time and Space // Paleobiology. 1984. V. 10. № 2. P. 195 – 228.

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

Saunders W. B., Work D. M. Shell morphology and suture complexity in Upper Carboniferous ammonoids // Paleobiology. 1996. V. 22. № 2. P. 189 – 218.

Saunders W. B., Work D. M. Evolution of shell morphology and suture complexity in Paleozoic prolecanitids, the root-stock of Mesozoic ammonoids // Paleobiology. 1997. V. 23. № 3. P. 301–325.

Saunders W. B., Work D. M. Nikolaeva S. V. Evolution of complexity in Paleozoic ammonoid sutures// Science. 1999. V. 286. P. 760-763.

Saunders W. B., Work D. M. Nikolaeva S. V. The evolutionary history of shell geometry in Paleozoic ammonoids // Paleobiology. 2004. V. 30. № 1. P. 19 – 43.

Schecoldin R. A., Sobolev N. N., Matveev V. P. Carboniferous deposits of the Southern area of Novaya Zemlya // Newslett. Carbon. Stratigr. 1994. V. 12. P. 17 – 20.

Schindewolf O. H. Vergleichende Morphologie und Phylogenie der Anfangskammer Tetrabranchiates Cephalopoden // Preuß. Geol. Landesanst. Abh. N. E. 1933. H. 148. 116 s.

Shevyrev A.A. Heteromorph Ammonoids of the Triassic: a review // Paleontol. Journ. Vol. 39, Suppl. 5, 2005. P. 614 - 628.

Skompski S., Paszkowski M., Krobicki M. et al. Depositional setting of the Devonian/Carboniferous biohermal Bol'shaya Nadota carbonate complex, Subpolar Urals //Acta geol. polon. 2001. V. 51. № 3. P. 217-235.

Spinosa C., Furnish W.M., Glenister B.F. The Xenodiscidae, Permian Ceratoid Ammonoids // J. Paleontol. 1975. V.49. № 2. P. 239-283.

Swan A. R. H, Saunders W. B. Function and shape in late Paleozoic (Mid-Carboniferous) ammonoids // Paleobiology. 1987. V. 12. № 2. P. 297 – 311.

Sweet W. C. Nautiloidea – Oncocerida // Treatise on Invertebrate Paleontology. 1964a. Pt. K. P. 277 – 319.

Sweet W. C. Nautiloidea – Barrandeocerida // Treatise on Invertebrate Paleontology. 1964b. Pt. K. P. 368 – 382.

Teichert C. Der Bau der Actinoceroiden Cephaloden// Palaeontographica. 1933. Abt. A. V.78. P.111-230.

Teichert C. Nautiloid cephalopods from the Devonian of Western Australia // Royal Soc. W. Australia. Journ. 1939. V.25. P. 103-120

Teichert C. Actinoceratoidea // Treatise on Invertebrate Paleontology. 1964. Pt. K. P. 4 – 12.

Teichert C. Major feature of Cephalopod evolution. Essays in Paleontology and stratigraphy Raymond C. Moore commemorative volume // Univ. Kansas Geol. Spec. Publ. 2. 1967. P. 162 – 210.

Teichert C. Main features of cephalopod evolution // The Mollusca. V. 12. Paleontology and neontology of cephalopods. L. Acad. Press, 1988. P. 11 – 79.

Trueman A. E. The ammonite body chamber, with special reference to buoyancy and mode of life of the living ammonite // Quart. J. Geol. Soc. London. 1941. Vol. 96. № 384. P. 26 – 32.

Ward P. Comparative shell shape distribution in Jurassic – Cretaceous Ammonites and Jurassic-Tertiary nautiloids // Paleontology. 1980. Vol. 6. № 1. P. 32 – 43.

Ward P. Shell sculpture as a defensive adaptation in ammonoids// Paleobiology. 1981. V. 7. N. 1. P. 96-100.

Ward P. D., Martin A. W. On the buoyancy of the pearly *Nautilus* // J. Exp. Zool. 1978. V.205.

P. 5 – 12.

Warming E. Om Planterigets lifsformer. Kjobenhavn: Festske. udg. Univ. Kjobenhavn. 1908. 86 s.

Yochelson E. L., Flower R. H., Webers G. F. The bearing of the new late Middle Cambian monoplacophoran genus *Knightoconus* upon the origin of the Cephalopoda// Lethaia. 1973. V. 6. P. 275 – 310.

Zeiss A. Weichteile ectocochleater paläozoischer Cephalopode in Röntgenaufnahmen und ihre palaontologische Bedeutung // Paläontol. Z. 1969. Bd. 43. № 1, 2. S. 13 – 27.

253 работы