

УДК 563.533.1:551.736

Роудские аммоноидеи в северных районах земного шара

Т.Б. Леонова

Палеонтологический институт РАН, Москва

E-mail: tleon@paleo.ru

Рассмотрены особенности таксономического разнообразия роудских аммоноидей в северных районах земного шара. Проведен анализ данных по их стратиграфическому и географическому распространению. Дана характеристика основных местонахождений, предложены варианты экологической и биогеографической интерпретации имеющихся данных.

Ключевые слова: аммоноидеи, пермь, роудский ярус, северные районы, таксономическое разнообразие, стратиграфия, биогеография, экология.

В 1966 г. В.М. Ферниш (Furnish, 1966) ввел новый роудский ярус для самых верхних отделений нижнего отдела перми. В качестве стратотипа был выбран «первый известняковый член» формации Ворд – формация Роуд-Каньон в Стеклянных горах, имеющая четко выраженную фаунистическую характеристику, в первую очередь, по аммоноидеям. Ферниш (Furnish, 1973) указывал, что слои роудского яруса широко распространены в США (Техас, Нью-Мексико, Айдахо) и в Мексике. Также он отмечал одновозрастные комплексы аммоноидей в Арктической Канаде и Верхоянье. В.Е. Руженцев (1976) положительно оценил схему Ферниша и предложил свой, несколько модифицированный вариант глобальной шкалы перми. При этом он выразил мнение, что роуд может рассматриваться как первый ярус поздней перми. В дальнейшем такая трактовка получила широкую поддержку, и роудский ярус занял устойчивую позицию в основании верхней перми. В течение многих лет практически всеми специалистами он коррелировался с уфимским ярусом общей шкалы и с кубергандинским ярусом тетической шкалы перми. После принятия трехчленного деления перми роуд стал приниматься в качестве нижнего яруса средней перми, или гваделупского отдела международного глобального стандарта. Корреляции с ярусами других шкал оставались прежними.

Отложения роудского яруса достаточно широко распространены в северных районах земного шара. При обосновании их возраста и глобальной корреляции ведущую роль играют аммоноидеи. Широко используемые в низкоширотных регионах конодонты встречаются здесь чрезвычайно редко, а фузулиниды полностью отсутствуют. Региональные зональные схемы для средней части перми северо-востока России, Новой Земли, северной части европейской России строятся на основании данных по брахиоподам, двустворкам, остракодам, мелким фораминиферам, рыбам и флоре. Из-за большого разнообразия условий осадконакопления (от нормально-морских до лагунных и континентальных) и

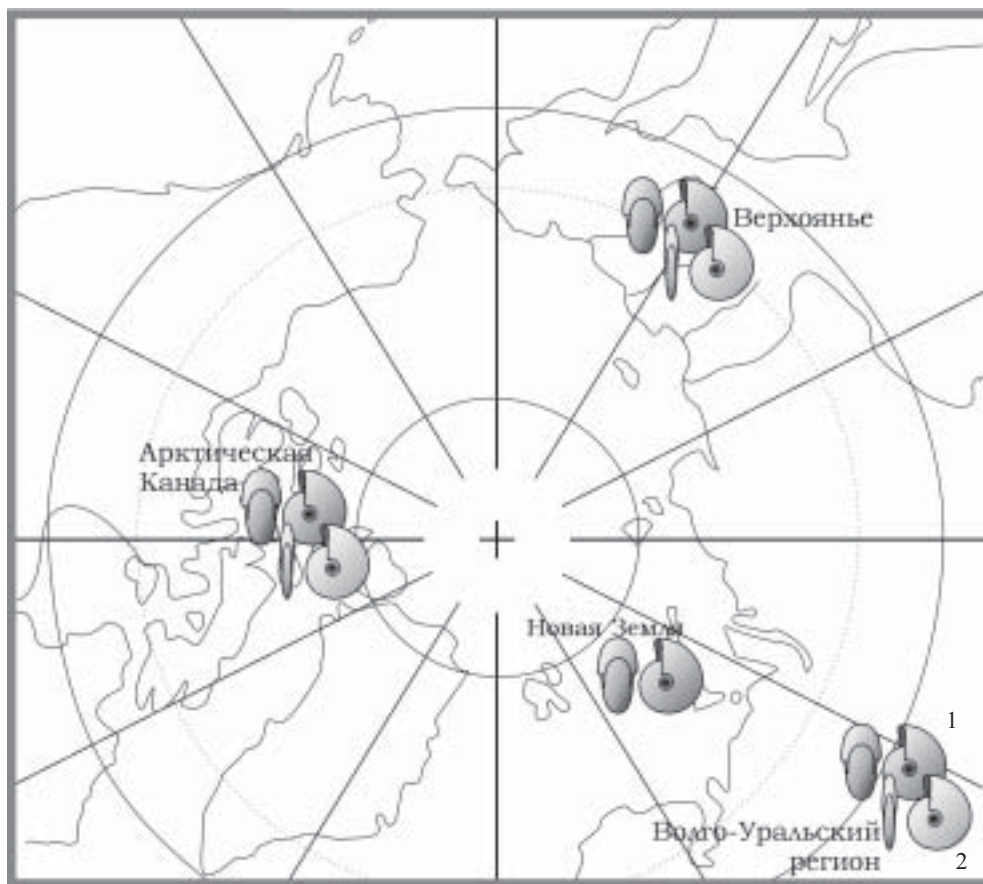


Рис. 1. Основные районы распространения и жизненные формы роудских аммоноидей в высоких широтах (на современной географической основе).

Условные обозначения: 1 — нектонные формы, способные к передвижению на большие расстояния (*Spirolegoceratidae*, *Pseudogastrioceratidae*); 2 — нектонные формы, способные к высокой маневренности и большим вертикальным миграциям (*Medlicottiidae*, *Mongoloceratidae*).

связанной с этим большой специфичности органических остатков часто возникают затруднения при сопоставлении различных схем. В связи с этим даже редкие находки аммоноидей, не столь жестко зависящих от условий узких экологических ниш, играют роль глобальных реперов.

Десять лет назад В.В. Нассичук (Nassichuk, 1995) сделал детальный обзор местонахождений аммоноидей из пермских отложений высоких широт земного шара. В качестве основных районов распространения роудских аммоноидей он указал Арктическую Канаду (формации Сэбин-Бэй и Ассистенс), северо-восток России: Хараулахский антиклинорий, северное Верхоянье (чинская свита), Западное Верхоянье (деленжинская свита), Аян-Юрхский антиклинорий и Центральный Охотский массив (хуренская свита), Центральный Омолонский массив (омолонская свита) и Новая Земля (кочергинская и геркинская свиты) (рис. 1, 2).

За прошедшие десять лет эти данные заметно пополнились. Значительно увеличилось число местонахождений и новых форм из Верхоянья (Кутыгин и др., 2002, 2004),

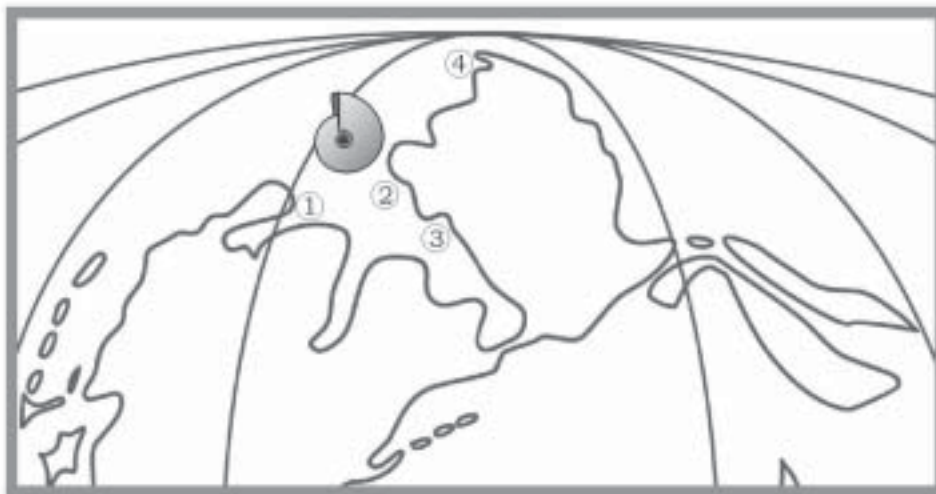


Рис. 2. Основные районы распространения роудских аммоноидей в высоких широтах (палинспастическая реконструкция по Ziegler et al., 1996).
Условные обозначения: 1 — Арктическая Канада, 2 — Новая Земля, 3 — Волго-Уральский регион, 4 — Верхоянье.

но самым серьезным открытием стала находка роудского комплекса аммоноидей в казанских отложениях Волго-Уральского региона (Леонова и др., 2002), которая заставила внести кардинальные коррективы в традиционные представления о соответствии роудского яруса уфимскому. В связи с этим открытием среди пермских стратиграфов разгорелась бурная дискуссия о реальности существования уфимского яруса.

Поскольку кунгурский ярус достаточно точно коррелируется с отложениями формации Катедрал-Маунтин Техаса, на которой залегает стратотип роудского яруса, а по новым данным по аммоноидеям (Леонова и др., 2002) и конодонтам (Черных, 2003; Черных, Силантьев, 2004) казанский ярус восточно-европейской шкалы хорошо соотносится с роудским, то для уфимского яруса просто не остается места. На Всероссийском совещании «Структура и статус Восточно-Европейской стратиграфической шкалы пермской системы, усовершенствование ярусного расчленения верхнего отдела пермской системы общей стратиграфической шкалы», проходившем в Казани в 2004 году, МСК принял решение о проведении границы между нижним и средним отделом пермской системы в основании казанского яруса. Это решение вызвало появление нескольких публикаций, в которых оценка возраста и корреляции нижней части средней перми по аммоноидеям не всегда однозначна. В задачу предлагаемой статьи входит анализ имеющихся данных по этой группе.

Роудские аммоноидеи Бореального пояса достаточно бедны как в таксономическом, так и в количественном отношении (табл. 1). Находки их редки. Они относятся к четырем семействам: *Spirolegoceratidae*, *Pseudogastrioceratidae*, *Mongoloceratidae* (надсемейство *Rorapocerataceae*) и *Medlicottiidae*, причем распространение первого связано, главным образом, с высокими широтами. В состав семейства *Spirolegoceratidae* входят *Epijuresanites*, *Sverdrupites*, *Anuites*, *Pseudosverdrupites* (подсемейство *Sverdrupitinae*) и *Archboldiceras*, *Gobioceras*, *Spirolegoceras* (подсемейство *Spirolegoceratinae*) (Леонова, Шиловский, в печати). Представители первого подсемейства известны только из северных районов северного полушария. Основными родами свердрупитин, которые имеют

Таблица 1. Распределение амmonoидей в пограничных отложениях нижней и средней перми в северных районах земного шара

ярус	Аркт.Канада	Новая Земля	Пай-Хой, Вайгач	Волго-Уральский регион	Северо-восток России
роудский	<i>Sverdrupites amundseni</i> <i>S. harkeri</i> <i>Daubichites fortieri</i> <i>Biarmiceras</i> sp. <i>Medlicottia</i> cf. <i>postorbignyana</i> "Synartinskia" <i>belcheri</i>	<i>Sverdrupites bogoslovskayae</i> <i>S. harkeri</i> <i>Daubichites butakovensis</i> <i>Altudoceras boreum</i>		<i>Sverdrupites amundseni</i> <i>S. harkeri</i> <i>Biarmiceras esaulovae</i> <i>B. barskovi</i> <i>B. kremeshkense</i> <i>Medlicottia postorbignyana</i>	<i>Sverdrupites amundseni</i> <i>S. baraiensis</i> <i>S. harkeri</i> <i>Biarmiceras subtumarense</i> <i>Daubichites goochi</i> <i>Anuities kosinskyi</i> <i>Pseudo-sverdrupites budnikovi</i>
кунгурский	<i>Neouddenites caurus</i> <i>Paragastrioceras subtrapezoidale</i>		<i>Epijuresanites vaigachensis</i> <i>E. primarius</i> <i>Tumaroceras dignum</i> <i>Medlicottia postorbignyana</i>	<i>Paragastrioceras kungurense</i> <i>Uraloceras tchuvashchovi</i> <i>U. sofronizkyi</i> <i>U. alekense</i> <i>Thalassoceras</i> sp.	<i>Epijuresanites musalitini</i> <i>Tumaroceras kashirzevi</i> <i>T. volkodavi</i> <i>T. yakutorum</i> <i>Biarmiceras tumarense</i> <i>Neouddenites caurus</i> <i>N. andrianovi</i> <i>Baraioceras stepanovi</i> <i>Paragastrioceras ruzhencevi</i>

достаточно широкое географическое распространение и в силу этого часто используются для стратиграфических корреляций, считаются *Epijuresanites* и *Sverdrupites*. *Anuities* и *Pseudosverdrupites* являются верхоянскими эндемиками; их единичные находки известны из редких местонахождений. Эти формы представляют интерес для оценки биоразнообразия цефалопод в палеобассейнах высоких широт и для биогеографического анализа.

Род *Epijuresanites* установлен Ю.Н. Поповым (1970) с типовым видом *E. musalitini* Попов, 1970 из тумаринского горизонта северо-востока России, относимых в то время к верхнеартинскому подъярису. По современным представлениям возраст такамытской свиты Верхоянья, к которой приурочены находки *E. musalitini*, соответствует второй половине кунгурского века (Кутыгин и др., 2002, 2004). Кроме типового, в настоящее время известны еще три вида, каждый из которых установлен по единственному экземпляру. *E. pilnikovensis* Zakharov, 1997 описан из кунгурского (болорского) яруса Приморья (Захаров и др., 1997). *E. vaigachensis* Bogoslovskaya, 1997 найден в нижней части лекворкутской свиты о. Вайгач (Богословская, 1997), возраст которой соответствует иреньскому горизонту кунгурского яруса (Пухонто, 1998; Котляр и др., 2004). *E. primarius* А. Попов, 2005 описан из нижней части табьюской свиты Пай-Хоя, возраст которой определяется как кунгурский (соликамский) (Котляр и др., 2004; Попов, 2005). Как показывает этот список, все находки эпиюрезанитов приурочены к отложениям кунгурского яруса высоких широт северного

полушария. До недавнего времени все специалисты по пермским аммоноидеям считали род *Epijuresanites* исключительно кунгурским (Богословская, 1984; 1988; 1997; Андрианов, 1985; Nassichuk, 1995; Кутыгин, 1996, 1999, 2000; Богословская, Школин, 1998; Кутыгин и др., 2002; 2004 и др.). Он фигурировал в роли рода-индекса для кунгурского века в ряде зональных схем перми (Богословская и др., 1999; Леонова, 1999).

В последнее время появилось несколько публикаций, в которых возраст *Epijuresanites* объявляется уфимским, хотя в пользу такого утверждения не приводится никаких новых данных (Богословская, Грунт, 2004; Грунт, 2005.). В качестве основного аргумента в пользу выделения особого уфимского этапа развития аммоноидей в этих работах приводится ортогенетический ряд видов *Epijuresanites*: *E. primarius* → *E. musalitini* → *E. vaigachensis*, основанный на прогрессивном усложнении умбиликальной лопасти. В морфологическом плане этот ряд выглядит вполне логично, но в качестве надежной основы для обоснования самостоятельности уфимского яруса рассматриваться не может, поскольку не подкрепляется стратиграфическими данными. Все три вида найдены не только в разных разрезах, но и в разных районах, удаленных друг от друга и от стратотипической местности. Из приведенных выше данных о положении находок в разрезах следует, что верхоянский вид *E. musalitini* древнее пай-хойского *E. primarius*, а достоверные сведения, подтверждающие более молодой возраст *E. vaigachensis*, в настоящее время отсутствуют.

Нельзя отрицать возможности, что *E. primarius* и *E. vaigachensis* принадлежали к разным филогенетическим ветвям внутри рода, одна из которых развивалась в сторону усложнения перегородки, а другая — в сторону сужения раковины, и эти виды могли существовать параллельно в разных палеобассейнах.

В любом случае, чрезвычайно скудный и разрозненный материал по эпиюрезанитам не позволяет делать объективных заключений о самостоятельности уфимского яруса и утверждать, что *E. primarius* характеризует нижнюю, а *E. vaigachensis* — верхнюю половину уфимского яруса. Единственным достоверным выводом, основанным на изучении лопастной линии *E. vaigachensis*, можно считать подтверждение предположения Руженцева (1974) о происхождении свердрупитов от эпиюрезанитов (Богословская, 1997).

Наиболее вероятным центром зарождения семейства Spirolegoceratidae и последующего расселения его представителей в другие регионы Биармийской области считается Верхоянская провинция. Здесь был широко развит род *Tumaroceras*, предковый для семейства. Происхождение *Epijuresanites* от *Tumaroceras* в настоящее время может считаться доказанным. Руженцев (1974) сделал такое заключение на основании близости формы и скульптуры раковины, а проведенные Р.В. Кутыгиным (1999) онтогенетические исследования подтвердили это предположение. Широкое распространение и высокое разнообразие свердрупитов в этом регионе, наличие эндемиков, как и присутствие переходных форм, подтверждают предположение, что именно эта область была местом зарождения и диверсификации группы (Кутыгин, 2000; Леонова, Шиловский, в печати).

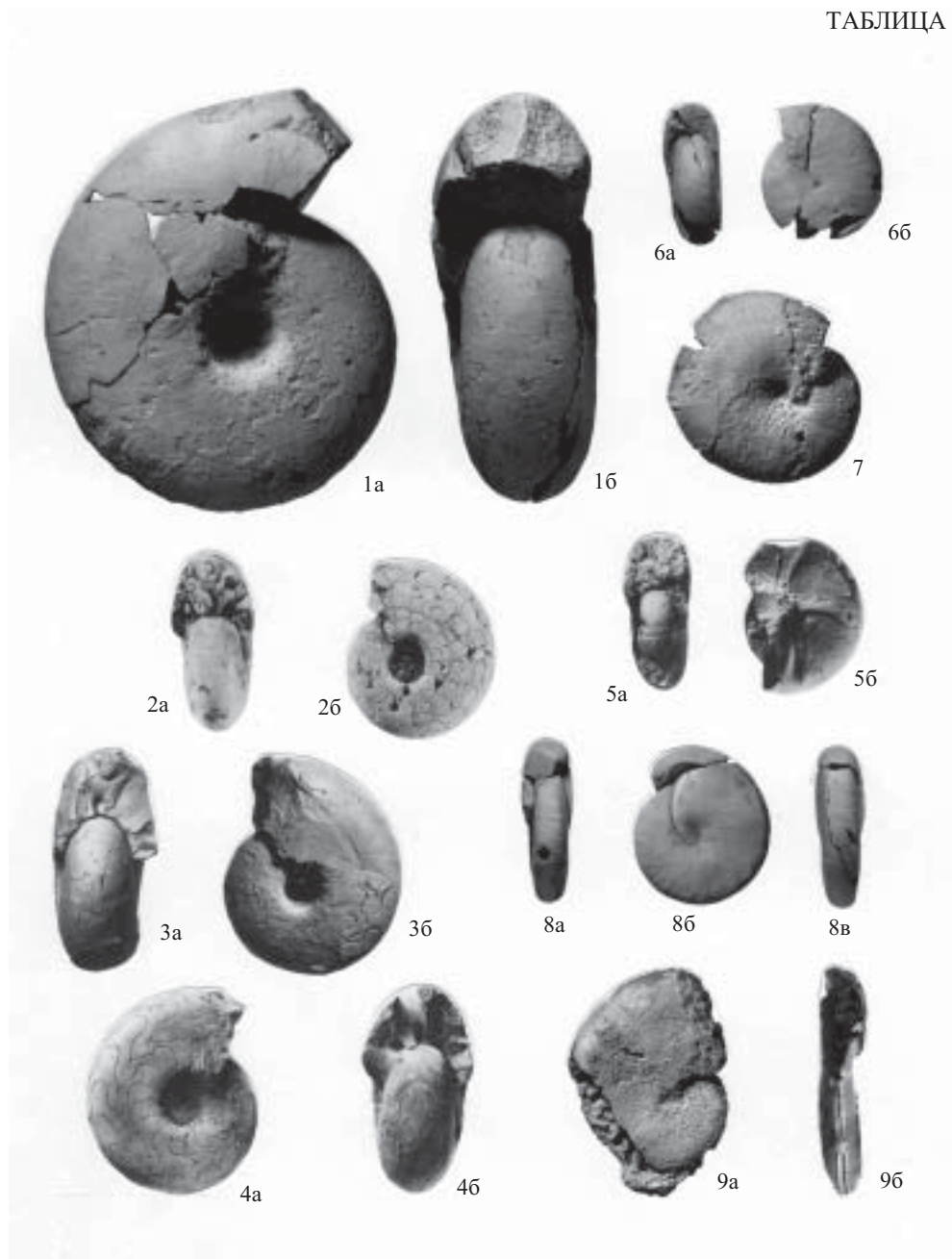
По мнению Кутыгина (Кутыгин и др., 2004) во второй половине кунгура, в такамкытское время, здесь появился *E. musalitini*, который сосуществовал с последним из тумароцерасов — *T. kashirzevi*. Отсюда началось распространение спиролегоцератид в другие части Арктической биогеографической области. Эпиюрезаниты проникли на запад, на территорию современных Пай-Хоя и о. Вайгач, а также на юго-восток — в Приморье. По-видимому, время существования этого рода было достаточно кратким, и хотя в области его зарождения пока не найдено форм, переходных между двумя родами, здесь достаточно быстро появились первые *Sverdruptes*, которые широко расселились в роудских бассейнах северных районов — Волго-Уральском, Ново-Земельском и Арктическо-Канадском.

Род *Sverdrupites* в настоящее время всеми специалистами признан как исключительно роудский. Его представители обнаружены во всех северных районах распространения роудских аммоноидей и являются надежным маркером для корреляции начала среднепермского отдела в Биармийской области. Внутри рода выстраивается филогенетический ряд из четырех видов: *S. harkeri* → *S. baraiensis* → *S. amundseni* → *S. bogoslovskayae* (Леонова, Шиловский, в печати), причем *S. harkeri* (табл. I, фиг. 1) и *S. amundseni* (табл. I, фиг. 2) распространены широко, а *S. baraiensis* и *S. bogoslovskayae* (табл. I, фиг. 3) являются эндемиками, при этом первый известен из Верхоянья, а второй — с Новой Земли. В Верхоянье, где свердрупиты собраны из многочисленных местонахождений, последовательность распределения их в разрезах в основном соответствует этому ряду. Выделяемый Кутыгиным в нижней части нижнеделенжинского подгоризонта черкамбальский подкомплекс содержит *S. harkeri*, а также *Pseudosverdrupites budnikovi*, *Biarmiceras subtumarensense* и *Anuities kosynskiyi*, а бараинский подкомплекс (в верхней части нижнеделенжинского подгоризонта) — *S. harkeri*, *S. baraiensis*, *S. amundseni*, а также *Pseudosverdrupites* sp. nov., *Daubichites goochi*, *D. sp.* (Кутыгин и др., 2004). Сейчас достаточно сложно судить о самостоятельности вида *S. baraiensis*, поскольку материал по нему очень ограничен, в данном случае приходится просто принимать точку зрения его автора (Кутыгин, 1996). Как показали наши исследования достаточно представительной коллекции сведрупитов (около 40 экз.), собранной из одного слоя (казанский ярус Приуралья), эта группа подвержена значительной внутривидовой изменчивости, как в пропорциях раковины, так и в деталях очертания лопастной линии, особенно второй боковой лопасти (по происхождению умбиликальной) (Леонова, Шиловский, в печати). При недостаточном материале такая изменчивость может стимулировать выделение новых видов, являющихся синонимами существующих.

Все имеющиеся в наличии данные показывают на небольшую разницу в стратиграфическом положении видов *S. harkeri* и *S. amundseni*. По данным Нассичука (Nassichuk, 1970), в отложениях формации Ассистенс они найдены в разных местонахождениях, стратиграфическое положение которых он определил как «эквивалентное или слои с *S. amundseni* немного моложе». В карьере Кремешки оба вида найдены в одном слое, но число экземпляров *S. harkeri* в десятки раз превышает число *S. amundseni*. Такое же количественное соотношение особей этих видов наблюдается почти во всех регионах их распространения. Приведенные данные позволяют утверждать, что стратиграфическое распространение обоих видов достаточно близкое. Определенно более молодым представляется *S. bogoslovskayae*, найденный в геркинской свите Новой Земли. Здесь два вида свердрупитов (*S. harkeri* и *S. bogoslovskayae*) обнаружены в одном разрезе, в отложениях двух последовательных свит, и их возрастные соотношения сомнений не вызывают (Богословская и др., 1982). *S. bogoslovskayae* по морфологическим признакам (наиболее сложно расчлененной лопастной линии) вполне соответствует своему высокому стратиграфическому положению.

Семейство Pseudogastricoceratidae, весьма многочисленное в бассейнах Тетис, в северных районах представлено довольно скромно — всего двумя родами. Тем не менее, именно один из родов этого семейства, *Daubichites* (табл. I, фиг. 4) служит хорошим репером для корреляции роудского яруса на разных континентах и в разных биогеографических областях. Его виды найдены в Арктической Канаде, на Новой Земле и в Верхоянье, что позволяет проводить корреляции с формацией Роуд-Каньон Техаса (стратотип роудского яруса), формацией Фосфория (Айдахо), а также формацией Кулкилия Австралии и формацией Цзилинь Северо-Восточного Китая. Вторым родом псевдогастриоцератид — *Altudoceras*, известный из роудских отложений Северной Амери-

ТАБЛИЦА I



ОБЪЯСНЕНИЕ К ТАБЛИЦЕ

Фиг. 1. *Sverdrupites harkeri* (Ruzhencev); КГУ, экз. № 835/31 ($\times 0,7$); Кировская обл., карьер Кремешки; казанский ярус.

Фиг. 2. *Sverdrupites amundseni* Nassichuk; GSC, экз. № 24227 ($\times 0,7$), о. Мелвилл; формация Ассистенс (Nassichuk, 1970, табл. 22, фиг. 1, 2).

Фиг. 3. *Sverdrupites bogoslovskayae* Leonova et Shilovsky; голотип № 3638/164 ($\times 0,7$); Новая Земля, восточное побережье о. Южного; роудский ярус (Богословская и др., 1982, табл. 7, фиг. 7).

Фиг. 4. *Daubichites fortieri* (Harker); GSC, голотип № 13772 (×0,7); о. Девон, п-ов Гриннелл; формация Ассистэнс (Nassichuk et al., 1965, табл. 3, фиг. 1, 2).

Фиг. 5. *Biarmiceras subtumarensense* (Andrianov); ИГАБМ, голотип № 55/574 (×1,4); верховья р. Барайы; казанский ярус, верхнемугочанская подсвита.

Фиг. 6. *Biarmiceras esaulovae* Leonova, Kutugin et Shilovsky; ГМ КГУ, экз. № 835/26 (×0,7); Кировская обл., карьер Кремешки, казанский ярус.

Фиг. 7. *Biarmiceras kremeshkense* Leonova, Kutugin et Shilovsky; ГМ КГУ, голотип № 835/29 (×0,7); местонахождение и возраст те же.

Фиг. 8. *Biarmiceras barskovi* Leonova, Kutugin et Shilovsky; ГМ КГУ, экз. № 835/5 (×1,05), местонахождение и возраст те же.

Фиг. 9. *Medlicottia postorbignyana* Bogoslovskaya; ГМ КГУ, экз. № В-835/4 (×0,7); местонахождение и возраст те же.

ки, в Биармийской области пока найден лишь в позднерудской геркинской свите Новой Земли.

Семейство Mongoloceratidae в рудских комплексах высоких широт представлено родом *Biarmiceras*. Находки его видов известны из Арктической Канады, Волго-Уральского региона и Верхоянья. На основании имеющихся данных можно сделать вывод о том, что отделение монголоцератид от попаноцератид произошло в Бореальных бассейнах. Ранние *Biarmiceras* очень близки к *Popanoceras*. Первый представитель этого рода — *B. tumarensense* был обнаружен в кунгурских (тумаринских), а генетически связанный с ним, но более продвинутый *B. subtumarensense* (табл. I, фиг. 5) — в рудских (деленжинских) отложениях Верхоянья. Более широкое развитие он получил в рудское время в других северных бассейнах: в Арктической Канаде и особенно в Волго-Уральском регионе, где известны три вида: *B. esaulovae*, *B. barskovi*, *B. kremeshkense* (табл. I, фиг. 6–8) (Леонова

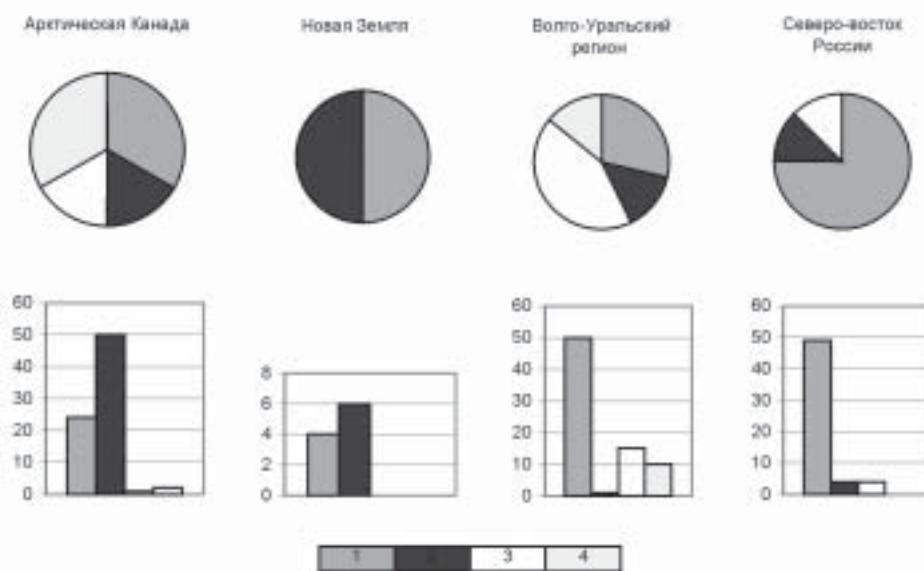


Рис. 3. Соотношение числа видов (круговые диаграммы) и особей (гистограммы в нижнем ряду) разных семейств аммоноидей по основным районам распространения. Условные обозначения: 1 — Spirolegoceratidae, 2 — Pseudogastrioceratidae, 3 — Mongoloceratidae, 4 — Medlicottiidae.

и др., 2005). Как и Sverdrupitinae, представители этого рода за пределами Арктической области не известны.

Медликоттииды менее распространены в отложениях роудского возраста рассматриваемой территории. *Medlicottia postorbignyana* (табл. I, фиг. 9) найдена в Арктической Канаде (единственный экземпляр) и в Волго-Уральском регионе (более десятка экземпляров). М.Ф. Богословская (1997) описала эту форму из кунгурских отложений Пай-Хоя по фрагментарному материалу. Отличия от предковой *Medlicottia orbignyana* заключаются в меньшей ширине раковины и в деталях развития первых четырех умбиликальных лопастей (Богословская, 1997). Поведенное нами изучение представительного материала из карьера Кремешки показало его большую близость к пай-хойскому виду как по форме раковины, так и по степени развития лопастной линии. Исследование канадского образца позволило сделать тот же вывод.

Наличие общих (*M. postorbignyana*) и близких, генетически связанных видов в кунгурских (*Biarmiceras tumarensis*) и роудских (*B. subtumarensis*) отложениях рассматриваемых районов свидетельствует о преемственности комплексов и подтверждает отсутствие большого временного интервала между ними.

Каждый из высокоширотных роудских комплексов аммоноидей имел свои особенности (рис. 1). Уже говорилось о наличии эндемичных родов и видов свердрупитин на северо-востоке России. Помимо этого, характерной чертой Верхояно-Колымской области является полное отсутствие медликоттиид, тогда как в других регионах они составляют небольшую, но обязательную часть комплекса, если материал достаточно представлен (Арктическая Канада, Волго-Уральский регион). Отсутствие медликоттиид может быть связано с особенностями обстановок, существовавших в этом бассейне.

В Арктической Канаде присутствуют почти все составляющие высокоширотного роудского комплекса аммоноидей (за исключением верхоянских эндемиков). Кроме этого, отсюда описан вид *Synartinskia belcheri* (Nassichuk, 1970). Первоначально род *Synartinskia* был описан из сакмарских отложений Урала (Руженцев, 1939), и его распространение было ограничено только этим ярусом. Впоследствии, при изучении артинских и кунгурских аммоноидей Памира, был описан вид *S. orientalis* из верхней части яхташского яруса (Левен и др., 1992). При описании памирского эндемика *Parasicanites* автором было высказано предположение о принадлежности канадского вида *S. belcheri* к этому роду (Леонова, 1985). Но при знакомстве с коллекцией Нассичука стало ясно, что канадская форма представляет собой совершенно особый род, по основным признакам принадлежащий подсемейству Sicanitinae семейства Meddlicottiidae. «*Synartinskia belcheri*» отличается от типичной *Synartinskia* значительно большей шириной раковины, широкой вентральной стороной с двумя рядами крупных выпукло-округлых бугорков (а не приостренных) и наличием вентро-латеральной борозды, а также очень широкими второй и третьей умбиликальными лопастями. От *Parasicanites* она отличается бугристой, а не гладкой, слабоогнутой вентральной стороной, менее развитой первой внутренней адвентивной лопастью и очень широкими второй и третьей умбиликальными лопастями. К сожалению, единственный экземпляр, представленный обломком раковины, не позволяет выделить хорошо обоснованный род; по-видимому, это дело будущего.

Отличительной чертой Волго-Уральского комплекса является почти полное отсутствие псевдогастриоцератид (в довольно представительной коллекции, насчитывающей более 150 экз., имеется только один образец, представляющий раковину юной особи, который можно отнести к этому семейству). В то же время в немногочисленном новоземельском комплексе псевдогастриоцератиды представлены двумя родами *Daubichites* и *Altudoceras*, но при этом отсутствуют *Biarmiceras* и медликоттииды (рис. 3). По-видимо-

му, эти отличия связаны не только с неполнотой сборов, но и с разной экологией рассматриваемых бассейнов.

В роудское время рассматриваемая территория представляла собой систему бассейнов, достаточно компактно расположенных в умеренной климатической зоне. В ее составе выделяется «центральная глубоководная часть, фрагменты которой сохранились в Таймыро-Колымской и Новосибирско-Чукотской областях, а также на Новой Земле и Пай-Хое. Открытые шельфовые области — Свальбардско-Гренландский шельф, внутриконтинентальные эвапоритовые моря-заливы — Цехштейновый, Казанский бассейны» (Ганелин, 1997, с. 38). Как показывает анализ местонахождений амmonoидей, большая часть из них связана с относительно неглубокими акваториями. Такой вывод следует из характера вмещающих осадков, представленных глинисто-известковистыми, реже терригенными породами, в то время как наиболее глубоководными являются черносланцевые фашии. Анализ местонахождений пермских амmonoидей Верхоянья показал, что все они располагались вдоль береговой линии этого бассейна (Кутыгин, 2004), по-видимому, в зоне шельфа.

Наиболее многочисленными и широко распространенными свердрупиты, а также псевдогастриоцератиды по внешней морфологии раковины (сильно увеличивающиеся обороты с изометричным сечением) относились, по-видимому, к нектонным формам, способным к достаточно активному плаванию. Жилая камера имела достаточный объем, чтобы обеспечить сильный пропульсивный толчок. Этой особенностью можно объяснить их широкое расселение. Менее распространенные *Biarmiceras* и *Medlicottia*, скорее всего, были приспособлены к быстрому маневрированию в сложных обстановках вблизи островных дуг, а также рифовых и зарифовых комплексов (карьер Кремешки). Сильно сжатые с боков раковины и очень большая поверхность прикрепления задней части мягкого тела к раковине (перегородке) позволяли им резко менять направление движения и глубину погружения. Перемещение их на большие расстояния вряд ли было возможно, поскольку объем жилой камеры был незначительным (рис. 1) Такая интерпретация морфологии раковины хорошо согласуется с географией находок амmonoидей и характером фашии местонахождений Арктическо-Канадского и Волго-Уральского бассейнов. Характерной особенностью рассматриваемых комплексов является отсутствие типичных планктонных и придонных жизненных форм, доминирующих в сообществах низких широт (рис. 3).

Проведенный Кутыгиным (2004) биогеографический анализ верхоянских амmonoидей показал широкие связи бассейнов этого региона с Новоземельским и Волго-Уральским. Присутствие в роудских отложениях рода *Daubichites* он связывает с миграцией из Северо-Восточного Китая. По нашему мнению, этот список необходимо дополнить и свободными связями с бассейном Арктической Канады. Наличие общих видов (*Sverdrupites harkeri*, *S. amundseni*), а также близких видов родов *Daubichites* и *Biarmiceras*, составляющих основу комплекса, определенно свидетельствует об этом. Кроме этого, нельзя исключать возможности проникновения *Daubichites* из Свердрупского бассейна и дальнейшего его продвижения в бассейн Северо-Восточного Китая через Охотский и Омолонский бассейны в направлении, обратном предложенному Кутыгиным. Выяснить этот вопрос можно будет после получения более представительного материала.

Таким образом, высокоширотные бассейны начала средней перми были заселены сообществами амmonoидей, не очень богатыми по таксономическому составу, но имеющими весьма специфический облик, позволяющий с успехом использовать их для решения вопросов геологической корреляции и биогеографических реконструкций. Различные морфологические планы строения раковин позволяют определять их экологическую специализацию.

Статья подготовлена при поддержке программы Президиума РАН «Научные основы сохранения биоразнообразия России», проект «Эволюция и средообразующая функция биоразнообразия».

Литература

- Андрианов В.Н. 1985. Пермские и некоторые каменноугольные амmonoидеи Северо-Востока Азии. Новосибирск: Наука. 180 с.
- Богословская М.Ф. 1997. Амmonoидеи из пермских отложений Пай-хоя и острова Вайгач // Палеонтол. журн. № 6. С. 23–28.
- Богословская М.Ф., Грунт Т.А. 2004. Распределение брахиопод и амmonoидеи в пограничных отложениях нижней и верхней перми России // Докл. Всеросс. совещания «Структура и статус Восточно-Европейской стратиграфической шкалы пермской системы, усовершенствование ярусного расчленения верхнего отдела пермской системы общей стратиграфической шкалы». Казань. Каз. ун-т, С. 35–38.
- Богословская М.Ф., Кузина Л.Ф., Леонова Т.Б. 1999. Классификация и распространение позднепалеозойских амmonoидеи // Ископаемые цефалоподы: новейшие достижения в их изучении. М.: ПИН РАН. С. 89–125.
- Богословская М.Ф., Устрицкий В.И., Черняк Г.Е. 1982. Пермские амmonoидеи Новой Земли // Палеонтол. журн. № 4. С. 58–67.
- Богословская М.Ф., Школин А.А. 1998. Амmonoидеи // Биота востока Европейской России на рубеже ранней и поздней перми / Грунт Т.А., Есаулова Н.К., Канев Г.П. (ред.). М.: ГЕОС. С. 147–155, 245–251.
- Ганелин В.Г. 1997. Бореальная бентосная биота в структуре позднепалеозойского Мирового океана // Стратиграфия. Геол. корреляция. Т. 5. № 3. С. 29–42.
- Грунт Т.А. 2005. Глобальная корреляция и восточноевропейские ярусные шкалы пермской системы: возможности применения в пределах внетропических зон осадконакопления // Стратиграфия. Геол. корреляция. Т. 13. № 1. С. 41–55.
- Захаров Ю.Д., Олейников А.В., Котляр Г.В. и др. 1997. Первая находка раннепермского гониатита в Южном Приморье // Тихоокеанская геология. Т.16. № 5. С. 116–122.
- Котляр Г.В., Коссовая О.Л., Шишлов С.Б. и др. 2004. Граница отделов перми в разнофациальных отложениях севера европейской России: событийно-стратиграфический подход // Стратиграфия. Геол. корреляция. Т. 12. № 45. С. 29–54.
- Кутыгин Р.В. 1996. Спиролегоцератиды (Ammonoidea) северо-востока России // Палеонтол. журн. № 4. С. 16–23
- Кутыгин Р.В. 1999. Кунгурские эпиюррезаниты (Ammonoidea) северо-востока России // Отеч. геология. № 4. С. 39–41
- Кутыгин Р.В. 2000. О системе кунгурско-уфимских гониатитов северо-востока России // Отеч. геология. № 5. С. 33–35.
- Кутыгин Р.В. 2004. Ареалы распространения пермских комплексов амmonoидеи Верхоянья // Отеч. геология. № 5. С. 75–80.
- Кутыгин Р.В., Будников И.В., Бяков А.С., Клец А.Г. 2002. Слои с амmonoидеями пермской системы Верхоянья // Отеч. геология. № 4. С. 66–71.
- Кутыгин Р.В., Клец А.Г., Будников И.В., Бяков А.С. 2004. К обоснованию уфимского и казанского ярусов в Верхоянье // Докл. Всеросс. совещания «Структура и статус Восточно-Европейской стратиграфической шкалы пермской системы, усовершенствование ярусного расчленения верхнего отдела пермской системы общей стратиграфической шкалы». Казань. Каз. ун-т. С. 35–38.
- Левен Э.Я., Леонова Т.Б., Дмитриев В.Ю. 1992. Пермь Дарваз-Заалайской зоны Памира: фузулииды, амmonoидеи, стратиграфия // Тр. ПИН РАН. Т. 253. М.: Наука. 203 с.
- Леонова Т.Б. 1985. Некоторые медликоттииды (Ammonoidea) Памира // Ископаемые головоногие моллюски: Основные направления изучения. М.: Наука. С. 70–82.

- Леонова Т.Б. 1999. Пермские аммоноидеи. Система и эволюция. Автореф. дисс. уч. степ. докт. г.-м. наук. М.: ПИН. 40 с.
- Леонова Т.Б., Есаулова Н.К., Шиловский О.П. 2002. Первая находка казанских аммоноидей в Волго-Уральском регионе // Докл. РАН. Т. 383. № 4. С. 509–511
- Леонова Т.Б., Кутыгин Р.В., Шиловский О.П. 2005. Новые данные о составе и развитии пермского надсемейства Rorapocerataceae Hyatt, 1900 (Ammonoidea) // Палеонтол. журн. № 5. С. 20–29.
- Леонова Т.Б., Шиловский О.П. 2007. Развитие пермского семейства Spirolegoceratidae (Goniatitida, Ammonoidea) // Палеонтол. журн. (в печати).
- Попов А.В. 2005. Новый вид рода *Erijuresanites* (Ammonoidea) из пермских отложений Пай-Хоя // Палеонтол. журн. № 1. С. 18–19.
- Попов Ю.Н. 1970. Аммоноидеи // Стратиграфия каменноугольных и пермских отложений Северного Верхоянья / Тр. НИИГА. Т. 154. Л.: Недра. С. 113–140.
- Пухонто С.К. 1998. Стратиграфия и флористическая характеристика пермских отложений угольных месторождений Печорского бассейна. М.: Научн. мир. 132 с.
- Руженцев В.Е. 1939. Новый род *Synartinskia* из семейства Medlicottiidae // Докл. АН СССР. Т. 25. № 5. С. 460–463.
- Руженцев В.Е. 1974. О семействах Paragastrioceratidae и Spirolegoceratidae // Палеонтол. журн. № 1. С. 19–29.
- Руженцев В.Е. 1976. Позднепермские аммоноидеи на Дальнем Востоке // Палеонтол. журн. № 3. С. 36–50.
- Черных В.В. 2003. Глобальная корреляция артинского и кунгурского ярусов по конодонтам // Литосфера. № 1. С. 64–71.
- Черных В.В., Силантьев В.В. 2004. Конодонты казанского яруса среднего Поволжья // Докл. Всеросс. совещания «Структура и статус Восточно-Европейской стратиграфической шкалы пермской системы, усовершенствование ярусного расчленения верхнего отдела пермской системы общей стратиграфической шкалы». Казань. Каз. ун-т. С. 83–86.
- Furnish W.M. 1966. Ammonoids of the Upper Permian Cyclolobus-Zone // Neues Jahrb. Geol. Palaontol. Abhandl. Bd. 125. S. 265–296.
- Furnish W.M. 1973. Permian Stage names // Mem. Can. Soc. Petrol. Geol. № 2. P. 522–548.
- Nassichuk W.W. 1970. Permian ammonoids from Devon and Melville Islands, Canadian Arctic Archipelago // J. Paleontol. Vol. 44. № 1. P. 77–97.
- Nassichuk W.W. 1995. Permian ammonoids in the Arctic Regions of the world // The Permian of Northern Pangea. P.A. Scholle, T.M. Peryt, D.S. Ulmer-Scholle (eds.). Berlin: Springer. P. 210–235.
- Nassichuk W.W., Furnish W.M., Glenister B.F. 1965. The Permian ammonoids of Arctic Canada // Bull. Geol. Surv. Canada. № 131. P. 1–56.
- Ziegler A.M., Hulver M.L., Rowley D.B. 1996. Permian World Topography and Climate // Late glacial and Postglacial Environment Changes – Quaternary, Carboniferous-Permian and Proterozoic. N.Y.: Oxford univ. Press. P. 11–146.