

УДК 564.53:551.762.22(470.6+575)

ЖИЗНЕННЫЕ ФОРМЫ И ТИПЫ ЗАХОРОНЕНИЙ ПОЗДНЕБАЙОССКИХ— СРЕДНЕБАТСКИХ АММОНОИДЕЙ СЕВЕРНОГО КАВКАЗА И ЦЕНТРАЛЬНОЙ АЗИИ

Н.В. Безносков, В.В. Митты

Рассматриваются обстановки обитания и захоронения позднебайосских и батских аммоноидей. Разнообразие жизненных форм аммоноидей обусловлено адаптацией к различным средам обитания.

Фактологической базой любых хорологических исследований является изучение таксономического состава ориктокомплексов в конкретных местонахождениях. На этой основе реконструируются пространственно-временные ареалы таксонов и их сообществ и делаются выводы по палеобиогеографии и о причинах, обуславливающих сходство и различия синхронных фаун разных палеобиогеографических единиц. В качестве основных, если не единственных факторов, определяющих состав фаун, традиционно рассматриваются биологическая эволюция и заселение в результате миграций (инвазий), обусловленных изменениями палеогеографии бассейнов. В последние десятилетия в качестве основной причины палеобиогеографической дифференциации и эволюции аммонитовых фаун рассматриваются эвстатические колебания уровня Мирового океана.

Однако на эти “глобальные” процессы, формировавшие палеобиоценозы, накладывались условия среды в конкретных бассейнах и их частях (температурный и газовый режимы, соленость, поступление биогенов и пр.). Эти условия, прямо не связанные с уровнем Мирового океана, тем не менее контролировали как таксономический состав палеобиоценозов, так и биопродуктивность конкретных биотопов, что отражалось на составе и богатстве ориктокомплексов.

Тафономические наблюдения в разнофациальных отложениях средней юры широко используются для самых различных интерпретаций [8–12]. Целью предлагаемой статьи¹ является изложение результатов исследований, касающихся типов захоронений позднебайосских и батских аммоноидей в палеобассейнах Северного Кавказа и Средней Азии, жизненных форм аммоноидей и адаптации этих форм к тем или иным средам.

Рассматриваемые в статье Ammonoidea описаны в монографиях Н.В. Безноскова [1] (Phylloceratida и Lytoceratida), Н.В. Безноскова и В.В. Митты [3, 5, 6] (Ammonitida).

Обстановки и типы захоронения раковин аммонитов

Раковины аммонитов как организмов, ведущих в большинстве своем подвижный образ жизни, составляют аллохтонный компонент ориктокомплексов. Таксономический состав (жизненные формы раковин) и относительное количество раковин в ориктокомплексах определялись, помимо состава и биопродуктивности палеобиоценозов, обстановками захоронения и литогенеза. К числу важнейших факторов обстановок захоронения относятся: скорости осадконакопления, определяющие концентрацию раковин в осадках и породах при равной биопродуктивности среды; динамика вод, влияющая на помертвый разнос раковин, их сохранение в процессе транспортировки и нахождения на поверхности дна, сортировку раковин по форме и размерам, концентрацию раковин в локальных участках с относительно пониженной или, наоборот, повышенной активностью. Процессы литогенеза оказывали существенное влияние на сохранность раковин в осадках и в породах, а на ранних стадиях и на их концентрации, в результате перемива осадков и выноса тонкого материала. На таксономический состав ориктокомплексов воздействует и такой субъективный фактор, как удача при сборах. Соответственно при хорошей обнаженности и тщательных поисках ориктокомплексы богаче, чем в плохо обнаженных районах и тем более в разрезах, вскрываемых скважинами.

¹ Эта работа планировалась Н.В. Безносковым как первая из цикла по исследованиям по программе “Хорология аммонитов окраинных бассейнов Северного Тетиса и внутриконтинентальных морей Русской платформы в юре и мелу (территория бывшего СССР)”, частично финансировавшихся фондом Дж. Сороса (проект JBV 100). Статья была сдана в редакцию центрального отечественного палеонтологического издания в январе 1996 г., получила положительные отзывы И.А. Михайловой и Б.Т. Янина, но так и не была опубликована (прим. В.В. Митты).

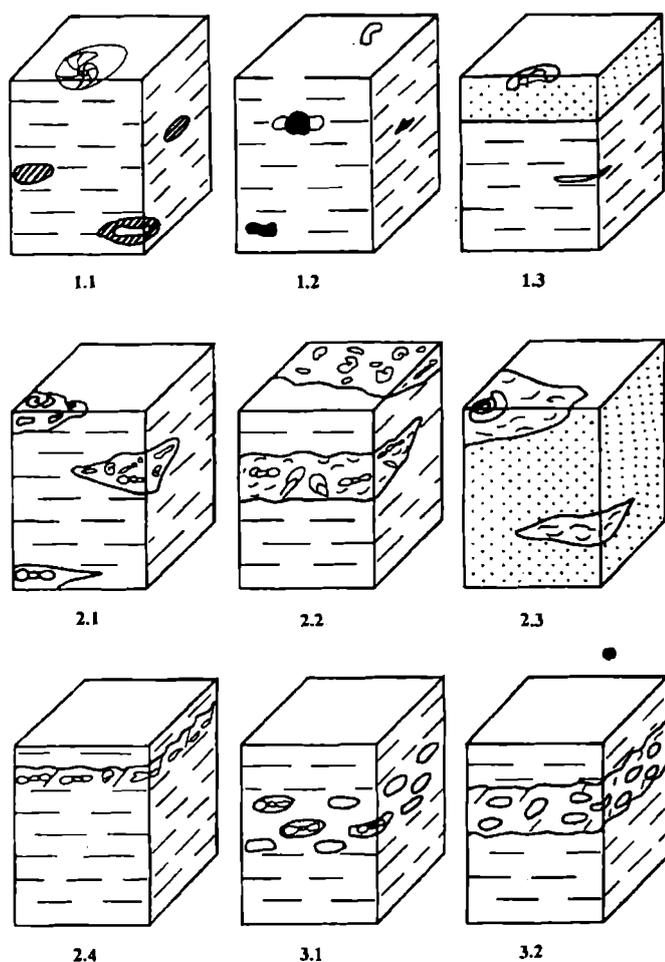


Рис. 1. Типичные захоронения раковин аммоноидей в верхнебайосских—среднебайосских отложениях Северного Кавказа и Центральной Азии. Цифры соответствуют порядковым номерам типов захоронения в тексте

В рассматриваемых отложениях наблюдаются следующие основные типы захоронения раковин аммонитов (рис. 1):

1. Рассеянные захоронения во вмещающих отложениях.

1.1. По раковинам или их частям образуются кальцитовые (глинисто-кальцитовые) или глинисто-железисто-карбонатные конкреции. Эти захоронения приурочены к глинистым и глинисто-алевролитовым породам и характеризуются хорошей сохранностью раковин и ядер.

1.2. По раковинам или их частям образуются пиритовые конкреции, замещающиеся в зоне эпигенеза гидроокислами железа. В этих случаях обычно сохраняются ядра внешних оборотов фрагмоконов и жилые камеры, первоначально заполненные породой.

1.3. По раковинам конкреций не образуется. В глинистых породах они обычно раздавлены и деформированы, при сборах ядра вместе с остатками слоев раковин нередко выкрашиваются, остаются отпечатки, не всегда определяемые. Соответственно эти остатки, не отраженные в списках определений, не

попадают в состав ориктокомплексов. В песчаниках сохраняются либо ядра, либо сами раковины, замещенные как кальцитом, так и другими минералами. Для рассеянных захоронений характерны низкие концентрации раковин в отложениях, возрастающие в интервалах разреза, соответствующих интервалам замедленного осадконакопления. Иногда отмечается сортировка раковин по форме и размерам в зависимости от литологии вмещающих отложений. Рассеянные захоронения могут образовываться в разных обстановках с низкой динамикой придонных вод.

2. Захоронения с высокими конседиментационными концентрациями раковин — в аммонитовых и аммонитово-пелелиподовых, аммонитово-брахиоподовых и политаксонных ракушечниках представлены четырьмя типами.

2.1. Захоронения в маломощных (до первых десятков сантиметров) и ограниченных по площади (до первых метров) линзах цельнораковинных ракушечников, по которым в терригенных отложениях образуются кальцитовые (карбонатно-железистые, карбонатно-кремнистые) конкреции. Раковины обычно хорошей сохранности — аммониты с жилыми камерами и устьем, двустворки и брахиоподы — с обеими створками, как правило, раковины аммонитов отсортированы по размерам. Такие линзы ракушечников образуются в нижней (мористой) части приливных равнин и в нижней части сублиторали низменных побережий в результате приливных течений и волновой деятельности при быстром перекрытии этих линз осадками.

2.2. Захоронения в пластах и линзах детритовых ракушечников. Раковины аммонитов различной сохранности, детрит образован обломками раковин аммонитов, двустворок и других организмов. Такие ракушечники формируются в результате волновых течений на литорали и на намывных отмелях.

2.3. Захоронения единичных раковин аммонитов в пелелиподовых, брахиоподовых и политаксонных ракушечниках. Для раковин аммонитов — это, по существу, рассеянные захоронения. Такие захоронения формируются в обстановках, в биотах которых аммониты не играли большой роли, под воздействием донных течений, выносящих дисперсный материал на шельфах или под воздействием волновой деятельности на литорали. В первом случае раковины обладают хорошей сохранностью, во втором в ракушечниках преобладает детрит.

2.4. Захоронения в горизонтах замедленного осадконакопления. Типичным примером таких захоронений являются горизонты стратиграфической конденсации, как мелководные, так и глубоководные, формируемые в обстановках с дефицитом осаждаемого обломочного материала. Горизонты сложены аммонитовыми (глубоководные) или политаксонными (мелководные) ракушечниками, плохо или совсем не отсортированными по размерам и форме раковин. Матрикс и заполнение ядер рако-

вин представлены глинисто-карбонатным материалом, для мелководных горизонтов характерны примесь песчаных зерен и рассеянные микроконкреции фосфорита, лептохлорита, глауконита. Сохранность раковин различная, нередко они полностью растворены и фоссилии представлены ядрами. Характерны коррозия раковин и ядер и их обрастание корками водорослей, губок, кишечнополостных, трубками червей и другими прикрепленными организмами. Горизонты стратиграфической конденсации, включающие представителей разновозрастных фаун, в верхнебайосских—среднебятских отложениях рассматриваемых регионов не установлены, однако наблюдаются пласты карбонатно-терригенных пород с обильными остатками раковин одного геологического возраста, сходные по условиям формирования с мелководными горизонтами стратиграфической конденсации, как, например, кровельный пласт чалойской свиты на северном крыле Большого Балхана.

3. Захоронения с высокими постседиментационными концентрациями раковин распространены весьма широко в глинистых и алевроито-глинистых отложениях и представлены:

3.1. Горизонтами глин (аргиллитов) и глинистых алевролитов, нередко с примесью песчаного материала, корками и кристаллами гипса и ярозита по трещинам, с обильными кальцитовыми и железисто-карбонатными конкрециями. Эти горизонты залегают в мощных глинистых и алевроито-глинистых толщах и формируются путем перемива и частичного выноса донными течениями тонкого материала из слаболитифицированных осадков, благодаря чему концентрируются конкреции и увеличивается содержание песчаных зерен.

3.2. Конкреционными конгломератами, образующими протяженные, до первых километров, пласты мощностью от первых десятков сантиметров до 1 м, реже более. Обломочный материал представлен исключительно конкрециями, обычно более мелкими, чем в горизонтах перемива, сложенных глинистыми породами (3.1.), матрикс сложен карбонатно-глинисто-алевритовой породой. Конкреционные конгломераты формируются за счет почти полного выноса тонкого материала слаболитифицированных осадков. В постседиментационных захоронениях обогащение захоронений раковинами происходит за счет концентрации конкреций и соответственно фоссилий рассеянных захоронений. Переотложения раковин в этом случае не происходит.

Рассмотренные типичные захоронения не всегда выражены в “чистом” виде. Они могут образовывать переходные формы и латерально сменять друг друга по простиранию. Это в первую очередь касается захоронений группы 2 — с высокими конседиментационными концентрациями раковин. Также наблю-

дались переходы конседиментационного горизонта замедленного осадконакопления в конкреционный конгломерат.

Важно подчеркнуть, что концентрации раковин в захоронениях, при прочих условиях, в первую очередь зависят от концентрации организмов в биотах, т.е. от продуктивности биот в целом и их соответствия данным таксонам и жизненным формам.

Жизненные формы аммоноидей и их адаптации

Раковины позднебайосско-среднебятских аммоноидей, существовавших в рассматриваемых регионах, существенно различаются по конечным размерам, форме, скульптуре, рассеченности наружного края перегородок (лопастных линий). Соответственно аммоноидеи образовывали различные жизненные формы, адаптированные к разным обстановкам и ведущие различный образ жизни. Кроме этого, для большинства аммоноидей характерны изменения раковины в онтогенезе, для многих — половой диморфизм.

Прямых данных по функциональному значению особенностей раковин аммоноидей нет. Современные наутилусы, обычно привлекаемые для сравнения, обладают значительно более простой раковиной, функции которой ограничены защитой и поддержкой тела (жилая камера) и участием в работе гидростатического аппарата (“воздушные” камеры). Вероятно, раковины аммоноидей выполняли аналогичные функции. Однако их значительное разнообразие и большая сложность позволяют предполагать, что раковины аммоноидей несли кроме этого и другие функции и были более специализированы к определенным средам.

Phylloceratida. Раковины позднебайосских-среднебятских представителей отряда *Phylloceratida* однотипны (рис. 2, фиг. 1–4)². Общими признаками раковин всех семейств и родов являются: инволютность, овальное сжатое с боков сечение оборотов, сильно и глубоко рассеченные лопастные линии, у которых концы лопастей заходят в основания лопастей предшествующих перегородок, а седла имеют характерные округлые очертания. Хотя признаков конечных стадий роста не наблюдается, предельные размеры найденных раковин сильно варьируют у представителей разных родов: мелкие у большинства видов *Adabofoloceras*, крупные у *Holcophylloceras* и *Calliphylloceras*. Скульптура представлена струями нарастания, нитевидными ребрами и появляющимися на жилых камерах *Adabofoloceras* и *Holcophylloceras* грубыми ребрами-складками. У многих родов развиты периодические внутренние утолщения стенок

² Подробное описание раковин среднеюрских *Phylloceratida* и *Lytoceratida* см. [1].

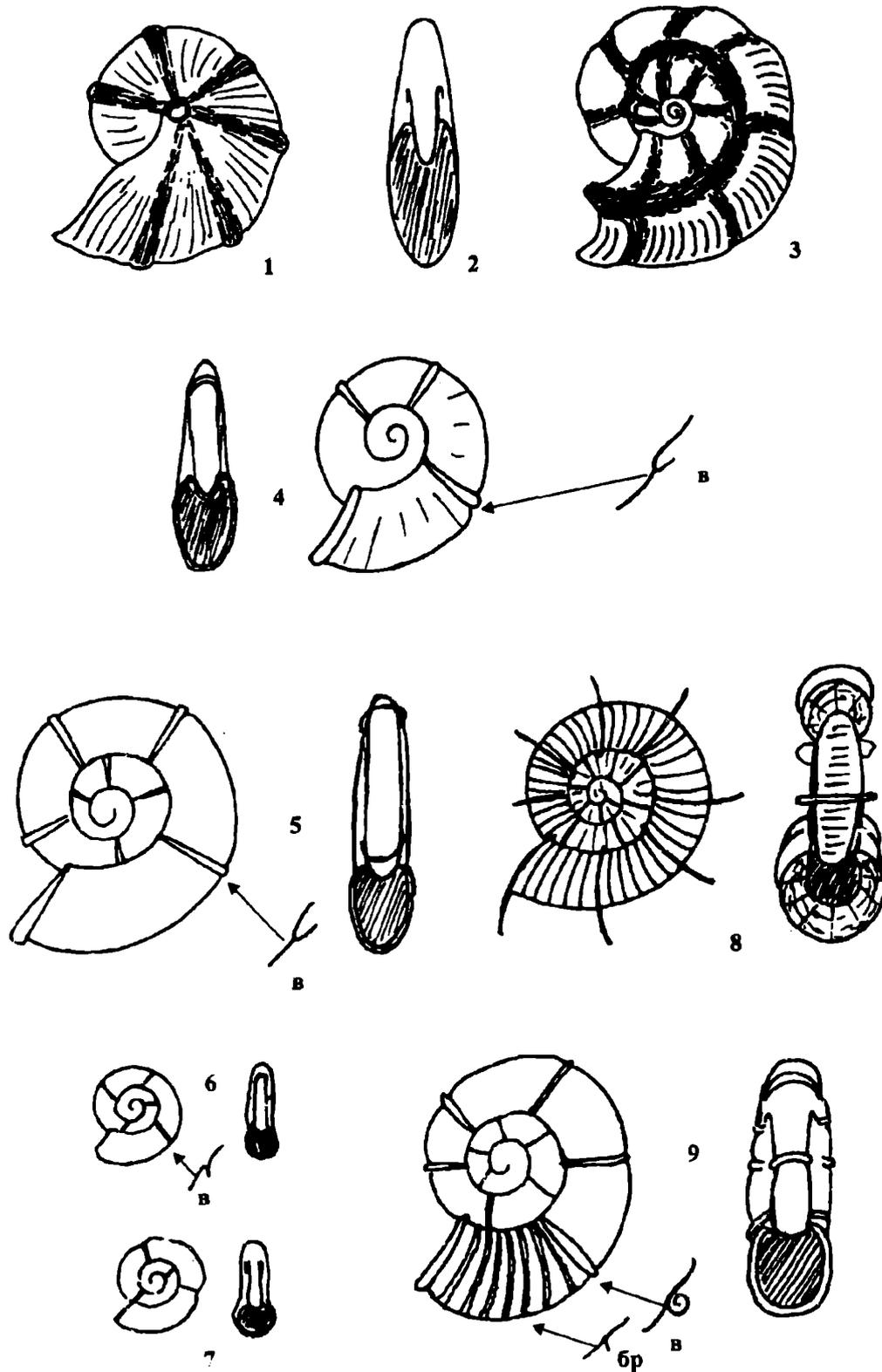


Рис. 7. Раковины аммонитов, которые вели относительно глубоководный образ жизни:

1—4 — отряд Phylloceratida: 1—3 — обтекаемые раковины, адаптированные к активному плаванию. Укрепление тонкостенных раковин помимо сложно рассеченных краев перегородок достигалось образованием внутренних поперечных и продольных валиков-утолщений стенок: 1, 2 — *Calliphylloceras*, 3 — *Holcophylloceras*, 4 — *Monophyllites* (средний—поздний триас) — исходный тип раковин с поперечными воротничками (⊕), получивший развитие у отряда Lytoceratida (5—9). 5—9 — отряд Lytoceratida: 5 — *Megalytoceras*, внешняя форма раковины повторяет исходный тип *Monophyllites*, четкая специализация отсутствует, организм мог вести придонный плавающий-ползающий образ жизни; 6 — *Eurystomiceras* и 7 — *Nannolytoceras* — мелкие раковины с редуцированными (б) воротничками, сменяющимися пережимами (7) со слабо рассеченным краем перегородки, адаптированы к ползающему образу жизни; 8 — *Thysanolytoceras* с раковиной, опоясанной высокими гофрированными воротничками, адаптированной к псевдопланктонному образу жизни; 9 — *Dinolytoceras* — раковина покрыта ребрами-складками, спаренными с невысокими воротничками (бахромой), в пережимах расположены свернутые в трубку всртки, адаптирована к обитанию в среде с более активной гидродинамикой

раковин, которым на ядрах отвечают пережимы. Настоящие пережимы ограничиваются вентральной частью оборотов и обычно сопровождаются валиками. Устье у большинства родов с прямыми боковыми краями и слабым вентральным выступом. Боковые выступы развиты у одной из диморф *Holcophylloceras* — единственного рода, у которого развит четко выраженный диморфизм.

Таким образом, филлоцератиды обладали обтекаемой раковиной, тонкостенность которой не лишала ее прочности, будучи компенсирована сближенными сложно рассеченными в форме арок краями перегородок и “шпангоутами” внутренних утолщений. При оценке образа жизни филлоцератид следует обратить внимание еще на два обстоятельства:

1) за исключением синемюр-плинсбахских *Jugaphyllitidae*, раковины которых имитировали раковины *Ammonitina*, массовые захоронения филлоцератид распространены глобально, но повсеместно приурочены к отложениям “геосинклиналей”. В кратонных бассейнах их находки редки и представлены единичными экземплярами;

2) опять же исключая *Jugaphyllitidae*, эволюция юрских и меловых филлоцератид характеризуется очень слабой дивергенцией и длительным существованием как отряда в целом, так и таксонов родового и видового ранга.

Эти обстоятельства указывают на то, что филлоцератиды обитали в слабо изменяющихся во времени и не зависящих от климатической зональности обстановках, каковыми являются глубоководные обстановки. Прочная и легкая обтекаемая раковина с вентральным выступом устья наиболее приспособлена к активному плаванию.

Lytoceratida. Позднебайосские—среднебатские *Lytoceratida* обладают (рис. 2, фиг. 5—9) более разнообразными формами раковин, общими признаками которых являются тонкостенность, эволюционность и тип развития лопастной линии в онтогенезе.

Megalyltoceratinae обладали крупной дисковидной раковиной с округлым, прямоугольно-округлым и яйцевидным, сжатым с боков сечением оборотов, несущих невысокие отогнутые назад гладкие воротники, сопровождаемые ступенями роста. Скульптура отсутствует или ограничена струями нарастания. Лопастная линия рассечена глубоко, но без образования многочисленных мелких зубцов. Устье с прямыми краями.

Nannolytoceratidae обладали мелкими раковинами, по форме сходными с внутренними оборотами *Megalyltoceratinae*. Отличия заключаются: в резком упрощении рассеченности лопастной линии; в редукции воротников, еще сохраняющихся у *Eurystomiceras* и заменяющихся у *Nannolytoceratidae* валиками; в образовании вентрального синуса устья.

Lytoceratinae обладали раковинами средних и крупных размеров, с округлым, реже овальным сечением оборотов. Лопастная линия рассечена исклю-

чительно сильно, концы лопастей заходят в основания лопастей предшествующей перегородки, концы дорсальной лопасти прикреплялись не к стенке раковины, а к предыдущей септе, образуя “септальные крылья”. Скульптура представлена простыми одиночными нитевидными ребрами или ребрами-складками, ассоциирующимися в течение всего роста или на средних стадиях онтогенеза с бахромчатыми ребрами — выступающими наружу краями раковин, гомологичными воротникам. Последние разнообразны по своему строению. Выделяются: высокие (до диаметра оборота) радиальные скульптурированные воротники, опоясывающие бока и вентральную сторону наружного оборота и бока внутренних оборотов (*Thysanolytoceratidae*); высокие на боках и низкие на вентральной стороне, наклоненные вперед скульптурированные воротники (*Hemilytoceratidae*); закрученные в трубку, располагающиеся в пережимах воротники (*Valentolytoceratidae*), ассоциирующиеся с относительно грубой ребристостью (*Dinolytoceratidae*).

Захоронения среднеюрских *Lytoceratida* по распространению совпадают с захоронениями *Phylloceratida*, однако массовые скопления раковин более редки и характерны для отдельных родов. Относительное разнообразие жизненных форм раковин *Lytoceratida* позволяет предполагать и различия в образе жизни.

Megalyltoceratinae, с наименее специализированной раковиной, вероятно, вели придонный плавающий образ жизни на больших глубинах. Относительно обильные скопления раковин *Megalyltoceratidae* наблюдались одним из авторов в Дагестане в полосе между сел. Кумух и Вачи в отложениях зон *conspicuum* и *sowerbyi*, накопившихся в обстановках продельты, и там же в основании зоны *humphriesianum*, отложения которой накопились в условиях некомпенсированного трога [2]. В позднебайосских—нижнебатских отложениях этот род представлен единичными экземплярами.

Nannolytoceratidae, мелкие раковины которых имели вентральный синус и слаборасчлененную лопастную линию, вероятно, принадлежали ползающему эпибентосу. Массовыми захоронениями в отложениях широкого спектра обстановок — от продельты до литорали — характеризуется род *Eurystomiceras*.

Lytoceratinae, в онтогенезе которых присутствует стадия с тонкорребристой раковиной, несущей также бахромчатые ребра, по крайней мере на этой стадии не были активными пловцами. Раковины рода *Thysanolytoceratidae* опоясаны высокими радиальными воротниками, исключаяющими активное плавание или ползание по поверхности грунта. Наиболее вероятно, что этот род адаптировался к псевдопланктонному образу жизни. Массовых скоплений раковин в захоронениях не наблюдалось. Раковины рода *Dinolytoceratidae* с относительно грубыми ребрами-складками и свернутыми в трубку, расположенными в пережимах воротниками, вероятно, были адаптиро-

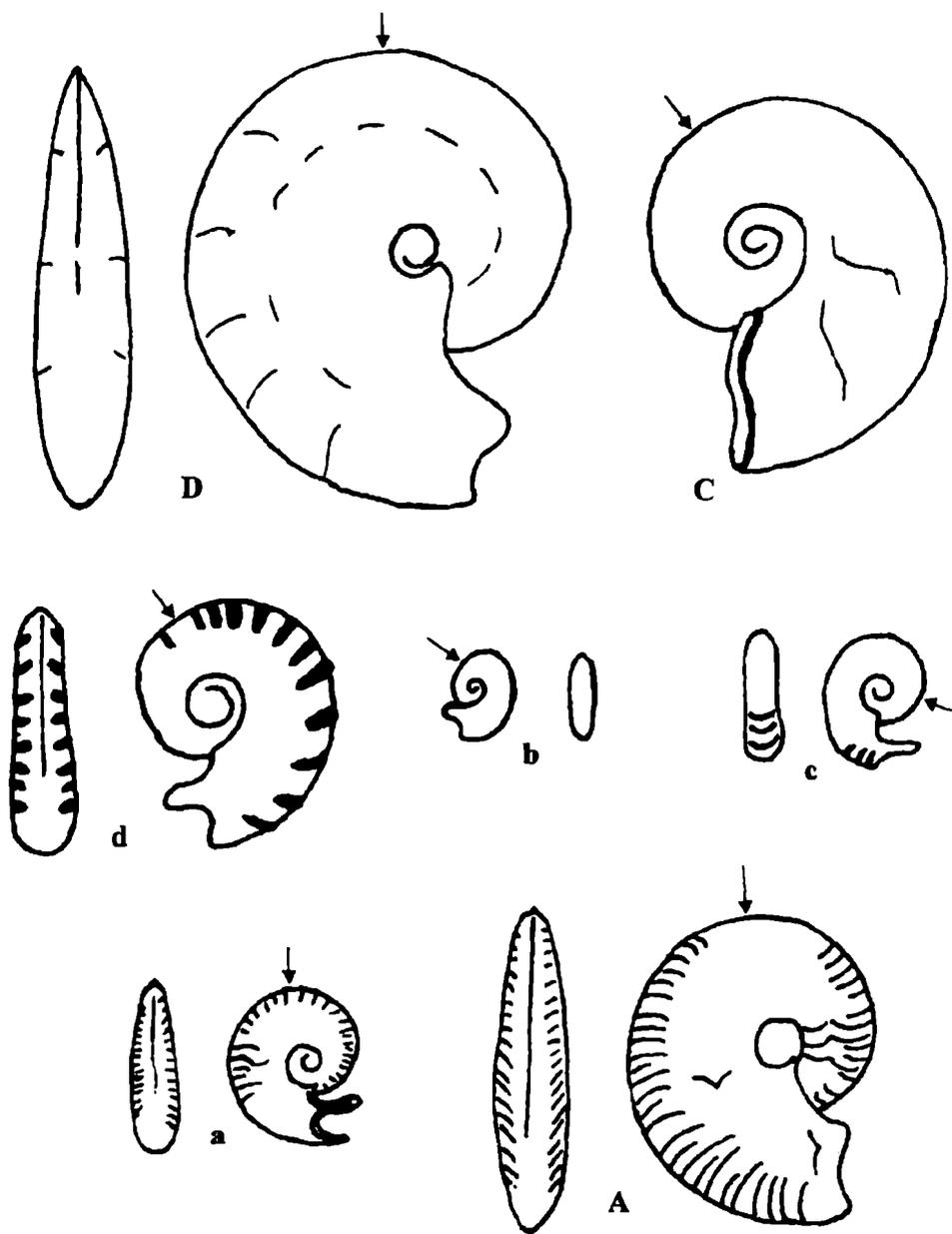


Рис. 3. Раковины подотряда Naploceratina, адаптированные к активному nektonному образу жизни:

A — [M] *Oppelia* (*Oppelia*), a — [m] *Oppelia* (*Oecotraustes*), b — [m] *Strigoceras* (*Cadomoceras*), C — [M] *Lissoceras* (*Lissoceras*), c — [m] *Lissoceras* (*Microlissoceras*), D — [M] *Oxycerites* (*Oxycerites*), d — [m] *Oxycerites* (*Paroecotraustes*). У микроконхов (a, b, c, d) малый объем жилой камеры компенсировался длинными выростами боковых стенок, поддерживающими находящуюся снаружи переднюю часть тела

ваны к придонным обстановкам с активной динамикой вод. Только этот род подсемейства обильно представлен в захоронениях в отложениях от предель до приливной равнины.

Ammonitida. Позднебайосские—среднебатские Ammonitida по разнообразию жизненных форм образуют две неравноценные группы, соответствующие подотрядам Naploceratina и Perisphinctina.

Naploceratina обладали дисковидными раковинами преимущественно мелких и средних размеров, от инволютных до полуэволютных (рис. 3). Сечение оборотов овальное, сильно сжатое с боков или копьевидное, может быть развит вентральный киль,

а также происходить смена сечения в онтогенезе от копьевидного килеватого на высокоовальное. Скульптура от тонкой струйчатости нарастания до широких пологих ребер-складок. Характерно сглаживание ребристости с возрастом. Раковина у большинства хапlocератин тонкостенная с многочисленными глубоко рассеченными лопастями, у инадаптивной ветви Clydoniceratidae — относительно толстостенная с упрощенной лопастной линией. Почти все роды диморфны. У некоторых макроконхов наблюдается разворачивание раковин по умбональному краю на поздних стадиях онтогенеза. Это явление более обычно для раковин микроконхов, у некоторых из них также наблюдается эллиптическое или коленчато-изогнутое завивание жилой камеры. Короткая жилая камера и сложный устьевой край раковин микроконхов позволяют предполагать наружное относительно раковины положение передней части тела.

Раковины Naploceratina являются обычным компонентом ориктокомплексов в глинистых отложениях окраинных бассейнов, где иногда доминируют. Форма раковины Naploceratina адаптирована к активному плаванию. Вероятно, представители этого подотряда принадлежали некоторым массовым олиготаксонным захоронениям, могли вести стадный образ жизни.

Perisphinctina обладали наиболее разнообразными раковинами среди позднебайосских—среднебатских аммонитид (рис. 4). При большом разнообразии также характерны: изменения формы раковины и (или) скульптуры от средних к поздним стадиям онтогенеза; развитие сходных признаков раковин в разных филогенетических ветвях как параллельное, так и гетерохронное; диморфизм раковин. Микроконхи отличались от макроконхов меньшими, иногда существенно меньшими размерами, короткой жилой камерой, упрощенной по степени рассеченности лопастной линией и устьем с боковыми ушками. Последние по мере роста не врастают в стенки раковины, а отрываются, следы их прикрепления

сохраняются в виде специфических “параболических” образований. У многих микроконхов концы ушек расширены и сближены так, что перекрывают устье раковины, оставляя узкую Т-образную щель. Вероятно, “ушки” раковины представляли собой внутренний элемент скелета, неся функции поддержки передней части тела.

Исходным типом раковины у большинства филогенетических ветвей перисфинктин является вполне эволютная раковина мелких и средних размеров с медленно нарастающими оборотами округлого, овального сжатого с боков или слегка приплюснутого сечения, несущая простые и двураздельные ребра нередко с бугорками и острыми шипиками в точке ветвления. Часто развиты пережимы. Такие раковины развиты на средних стадиях онтогенеза *Perisphinctidae* и ранних *Parkinsoniidae*, сохраняясь и на поздних стадиях онтогенеза у микроконхов этих семейств. Для таких раковин характерна слабая рассеченность лопастей и седел, хотя у некоторых крупнорослых форм может развиваться суспенсивная лопасть.

Другим исходным типом раковин являются эволютные и полуэволютные раковины с быстро нарастающими в ширину оборотами овального приплюснутого и почковидного сечения, несущие двух-трех и более ветвистые ребра с короткими осями, нередко вздутыми и несущими острые шипы в точке ветвления. Такие раковины характерны для *Cadomitinae*, средних стадий онтогенеза *Garantianinae*. Между двумя исходными типами раковин есть и промежуточные формы. При сохранении данного исходного типа раковины на взрослых стадиях могут развиваться приустьевые пережимы, а устье — заканчиваться раструбом ([M] *Cadomites*).

В онто- (и фило-) генезе оба исходных типа раковин могут сменяться эволютными и полуэволютными раковинами с округлыми, овальными от слабо сжатых с боков до слегка приплюснутых, яйцевидными и округло-трапециевидными в сечении оборотами. Одновременно усложняется рассеченность лопастной линии с образованием суспенсивной лопасти и модифицируется ребристость. Такие раковины характеризуют большинство *Perisphinctidae*, некоторых *Parkinsoniidae* (поздние *Rarecostites*, *Parkinsonia*, *Gonolkites*, *Bigotites*, *Haselburgites*), взрослых *Garantianinae*.

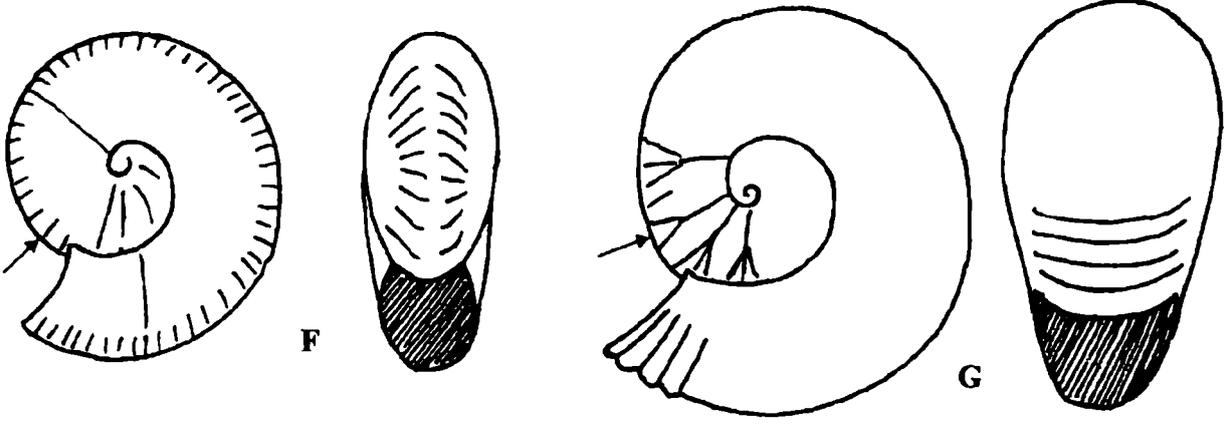
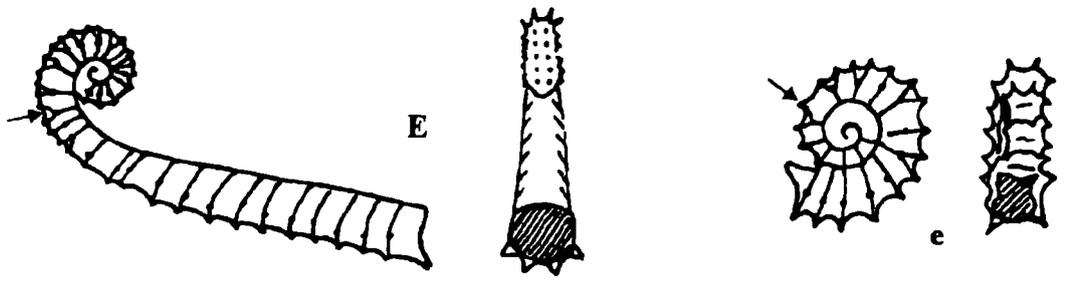
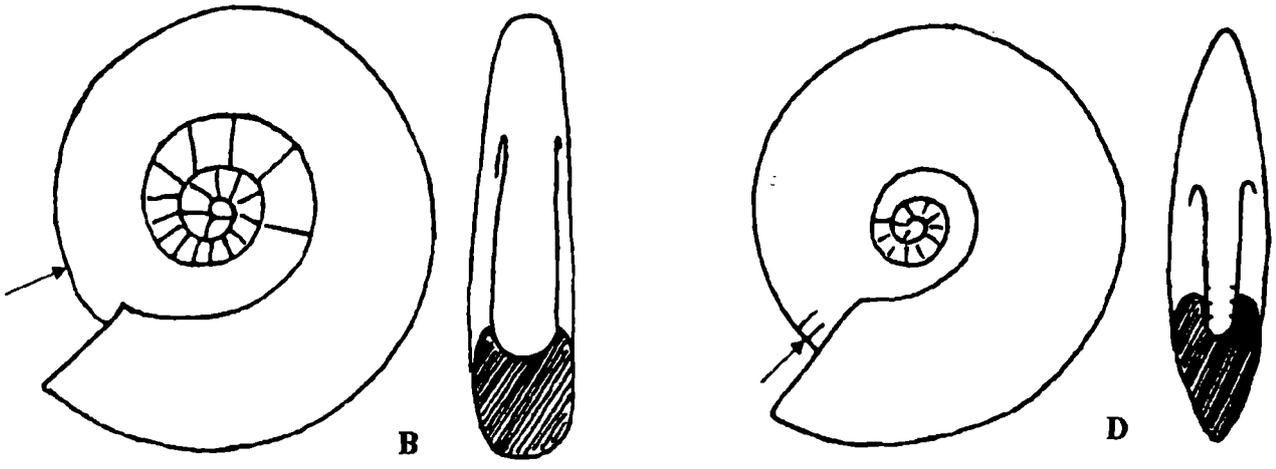
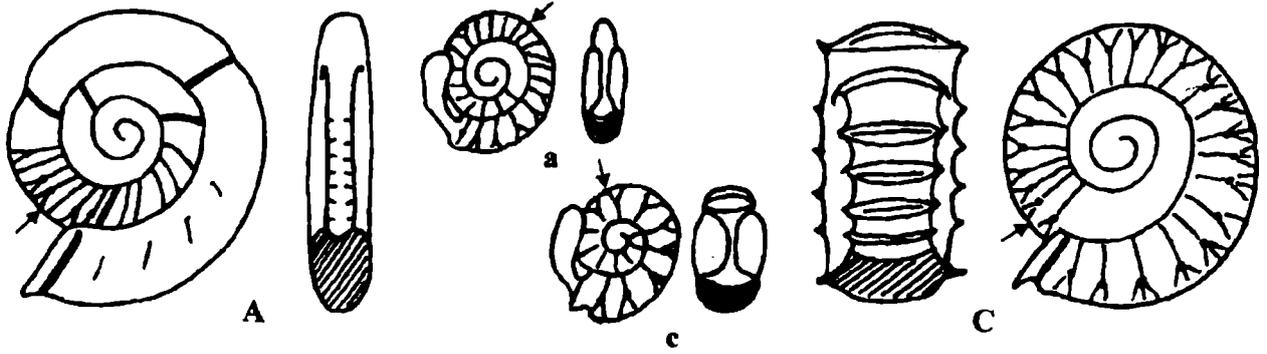
Рассмотренные три типа раковин перисфинктин преобладают у представителей подотряда. Они присутствуют, нередко доминируя, в захоронениях всех типов в отложениях окраинных и внутрикратонных бассейнов. Они не показывают четких адаптаций к тому или иному образу жизни. Вряд ли они могли принадлежать хорошим пловцам. Наиболее вероятно, что их хозяева вели придонный образ жизни, сочетая плавание и ползание на грунте в разнообразных относительно мелководных обстановках. Некоторые из них (*Parkinsoniidae*) выдерживали значи-

тельное снижение солености (этот вопрос будет рассмотрен позже, в статье, посвященной собственно хорологии позднебайосских и среднебатских аммоноидей).

В филогенезе перисфинктин неоднократно возникали жизненные формы раковин с более четко выраженными адаптациями. По-видимому, более активным пловцам, переходящим к планктонному образу жизни, принадлежали дисковидные полуэволютные и полуинволютные раковины с высокими, сжатыми с боков оборотами, теряющими на поздних стадиях онтогенеза ребристость. Среди *Perisphinctidae* таковыми были некоторые виды рода *Gracilisphinctes* (*G. twinhoensis* Arkell, *G. suprapalatinus* Arkell). Более четко выражена адаптация к нектонному образу жизни у паркинсонид в филогенетических ветвях *Gonolkites* → *Oraniceras* и *Pseudocosmoceras* → *Medvediceras*. У некоторых раковин *Oraniceras* кроме уплощения общей формы раковин и потери ребристости возникает заостренная вентральная сторона, так что сечение оборотов становится лопьевидным. Сглаживание ребристости и заострение вентральной стороны наблюдается и на жилой камере рода *Oxysphinctes* из подсемейства *Leptosphinctinae*, фрагмокон которых аналогичен раковинам *Lep-tosphinctes*.

Специфические адаптации показывают раковины семейства *Spiroceratidae*. У микроконховых родов этого семейства (*Pseudogarantiana* и *Strenoceras*) небольшие утолщения и шипы в точках ветвления ребер и на их концах по краям вентральной борозды, развитые у предкового *Caumontisphinctes* (*Parkinsoniidae*), трансформируются в ряды шипов, высота которых у *Strenoceras* достигала половины высоты оборота. Такие шипы препятствовали активному плаванию или ползанию, в то же время служили прекрасной защитой раковины организма, ведущего псевдопланктонный образ жизни. Макроконхи этого семейства (роды *Apsorroceras* и *Spiroceras*) помимо шипов приобретают гетероморфную раковину с развернутыми слабоизогнутыми или прямыми передним концом фрагмокона и жилой камерой, т.е. их адаптация к пассивному образу жизни выражена еще более четко. Гомеоморфной паре [rn] *Strenoceras* — [M] *Spiroceras* является известная по единичным находкам раннебатская пара [m] *Sulcohamitoides* — [M] *Sulcohamites*.

В разных филогенетических ветвях позднебайосских—среднебатских перисфинктин в различное время возникают на средних стадиях онтогенеза шарообразные или эллипсоидальные раковины от инволютных до полуэволютных со вздутыми оборотами приплюснутого почковидного или серповидного сечения с широкой вентральной стороной и низкими нечетко выраженными боками. Такая форма раковины может сохраняться на поздних стадиях онтогенеза или жилая камера разворачивается по умбональному краю и приобретает овальное,



сжатое с боков сечение. Характерно также сложное устье, сопровождаемое пережимами и козырьками у макроконхов и ростром, помимо боковых ушек, у микроконхов.

Раковины рода *Sphaeroceras* мелких размеров шарообразны с узким или закрытым пупком, разворачивание по умбональному краю может наблюдаться в передней части жилой камеры, заканчивающейся устьем с приустьевым пережимом и вентральным выступом (козырьком), ребристость пучковидная тонкая, густая. Они образуют массовые сложения в захоронении разных обстановок от пляжевых и приливных равнин до продельтовых и подножия склона.

Раковины макроконхового рода *Morphoceras* средних размеров имели фрагмокон и развернутую по умбональному краю, сжатую с боков жилую камеру с простым устьем. Фрагмокон несет пережимы и пучковидную ребристость, сглаживающуюся на боках жилой камеры. У рода *Ebrayiceras*, рассматриваемого как возможный микроконх рода *Morphoceras*, стадия с шарообразной раковиной отсутствует. Раковины *Morphoceras* сравнительно многочисленны в захоронениях в обстановках от приливной равнины до продельт и подножия склона.

Раковины родов *Bullatimorphites* и *Kheraiceras* с шарообразным фрагмоконом и эллиптически завернутой жилой камерой, приплюснутой у *Bullatimorphites* и сжатой с боков у *Kheraiceras*. Макроконхи обладают устьем с завернутым внутрь прямым краем. У микроконхов (подроды *Sphaeroptychius* и *Bomburites*) сужению устьевого края предшествует вздутие вентральной стороны в форме ростра. Хорошо развитые боковые ушки *Sphaeroptychius* редуцируются у *Bomburites*. Средний бат в рассматриваемых регионах в морских фациях распространен ограниченно, и его отложения накопились в обстановках приливной равнины. Раковины *Bullatimorphites* и *Kheraiceras* немногочисленны, но присутствуют в большинстве точек сборов.

Специализация раковин шарообразной формы неясна, очевидно, что такая форма является наиболее прочной по отношению к внешнему давлению. В сочетании с вытянутыми передней частью тела и щупальцами организм в целом приобретал обтекаемую каплевидную форму, приспособленную к актив-

ному плаванию. Эллиптическое завивание внешнего оборота увеличивало обтекаемость. Распространение раковин в захоронениях в широком спектре обстановок говорит также об активном плавающем образе жизни.

Выше кратко рассмотрены формы раковин позднебайосских—среднебатских аммоноидей на средних и поздних стадиях онтогенеза, когда на них появляются признаки семейства, рода, вида. Как эмбриональные раковины аммоноидей, так и раковины в начальной стадии онтогенеза у представителей разных отрядов и подотрядов имеют сходную форму: они эволютные со слабо объемлющими оборотами округлого или овального сечения, лишенными ребристости³. Фундаментальные различия заключаются в способе рассечения лопастной линии [7]. Взрослая раковина формируется постепенно, начиная с третьего-четвертого оборота спирали и кончая шестым—началом седьмого оборота. В дальнейшем рост раковины у большинства аммоноидей прекращался, хотя у некоторых *Phylloceratida* и *Lytoceratida* наблюдались экземпляры и с большим количеством оборотов. В любом случае форма раковины аммоноидей после выхода организма из яйца, в течение онтогенеза, существенно изменялась.

Исходя из естественной высокой гибели молодежи, следовало бы ожидать и большого количества их раковин в захоронениях, однако этого не наблюдается. Массовые скопления мелких раковин, традиционно описываемые как угнетенные “карликовые” фауны, погибавшие в результате катастрофических изменений среды, нами рассматриваются как скопления раковин молодежи в участках дна бассейна вблизи от зон повышенной биопродуктивности [4]. В этих захоронениях преобладают раковины из 4—5 оборотов, уже обладающие признаками специализации взрослых организмов. Редкость в захоронениях раковин более молодых организмов вряд ли можно объяснить только меньшей прочностью этих раковин.

Отличия раковин в начальных стадиях онтогенеза от взрослых раковин, так же как и малочисленность первых в захоронениях, позволяют предполагать, что молодежь аммоноидей могла существенно отличаться по образу жизни от взрослых форм.

³ У некоторых перисфинктид на этой стадии раковины могут нести следы старых устий — параболические ребра, у *Zigzagiceratinae* эти ребра развиты не только у микроконхов, но и у макроконхов.

Рис. 4. Раковины подотряда *Perisphinctina* весьма разнообразны и адаптированы к разным формам жизни: А—С — наиболее распространенная форма раковин, адаптированных к придонным мелководным обстановкам: А — [M] *Leptosphinctes* (*Leptosphinctes*), а — [m] *Leptosphinctes* (*Cleistosphinctes*), В — [M] *Gracilisphinctes*. С — [M] *Cadomites* (*Cadomites*), с — [m] *Cadomites* (*Polyplectes*). D — в разных филогенетических ветвях в различное время возникали раковины с заостренной вентральной стороной, адаптированные к нектонному образу жизни — *Oraniceras*. E, e — гетероморфные макроконхи и плоскоспиральные микроконхи, несущие ряды шипов, могли вести псевдопланктонный образ жизни: E — [M] *Spiroceras*, e — [m] *Strenoceras*. F—G — раковины с шарообразными фрагмоконами неоднократно возникали в разных филогенетических ветвях. У диморфных родов шарообразные фрагмоконы могут развиваться только у макроконхов: F — [M] *Morphoceras*, f — [m] *Ebrayiceras*; или и у тех, и других; G — [M] *Bullatimorphites* (*Bullatimorphites*), g — [m] *Bullatimorphites* (*Sphaeroptychius*) (P — приустьевой выступ вентральной стороны)

Изучение расселения аммоноидей и формирования пространственно-временных ареалов таксонов различного ранга базируется на интегрировании данных по находкам остатков представителей этих таксонов в конкретных интервалах разреза в конкретных местонахождениях. Нахождение этих остатков зависит от условий захоронения и их сохранения в породах и их начального количества в захоронениях. Последнее определялось адаптациями организмов к обстановкам среды близ района захоронения, биопродуктивностью среды и обстановками захоронения.

Раковины взрослых аммоноидей весьма разнообразны по форме и скульптуре. Помимо наружных раковин, полностью вмещающих “мягкое тело”, вероятно, существовали аммонитины с постоянным частично наружным положением передней части тела (голова и щупалец). Соответственно менялось соотношение функций раковины как органа защиты

и гидростатического аппарата. Форма раковин и характер ее скульптуры существенно влияли на ее гидродинамические свойства. Исходя из формы раковин и особенностей расселения, гипотетически можно выделить следующие основные группы жизненных форм позднебайосско-среднебатских аммоноидей: относительно глубоководный нектон и эпибентос (большинство Phylloceratidae, Megalyceratidae); относительно глубоководный псевдопланктон (Lytoceratidae); нектон, включая пелагиаль шельфов (Harloceratina, часть Morphoceratidae, Tulitidae; некоторые Parkinsoniidae и Perisphinctidae); псевдопланктон, включая пелагиаль шельфов (Spiroceratidae); плавающий и ползающий эпибентос псевдоабиссали и шельфов (Nannolytoceratidae, большинство Stephanoceratidae и Perisphinctidae). Молодь аммоноидей могла вести образ жизни, отличный от взрослых организмов.

ЛИТЕРАТУРА

1. Безносков Н.В. Юрские аммониты Северного Кавказа и Крыма. Л., 1958. 118 с.
2. Безносков Н.В. Байосские и батские отложения Северного Кавказа // Тр. ВНИИГАЗ. Вып. 28/36. М., 1967. 180 с.
3. Безносков Н.В., Митта В.В. Позднебайосские и батские аммонитиды Северного Кавказа и Средней Азии. М., 1993. 347 с.
4. Безносков Н.В., Митта В.В. “Карликовые” аммониты зоны calloviense Большого Балхана, обстановки захоронения и обитания (келловей, Западный Туркменистан) // Палеонтол. журн. 1996. № 3. С. 28—33.
5. Безносков Н.В., Митта В.В. Каталог аммонитид и ключевые разрезы верхнего байоса — нижнего бата Северного Кавказа // Бюл. КФ ВНИГНИ. 1998. № 1. 70 с.
6. Безносков Н.В., Митта В.В. Геология и аммониты юрских отложений Большого Балхана (Западный Туркменистан) // Бюл. КФ ВНИГНИ. 2000. № 5. 115 с.
7. Безносков Н.В., Михайлова И.А. Систематика среднеюрских лептосфинктин и зигагиператин // Палеонтол. журн. 1981. № 3. С. 47—60.
8. Fernandez-Lopez S. Taphonomic concepts for a theoretical biochronology // Rev. Espanola Paleontol. 1991. N 6 (1). P. 37—49.
9. Fernandez-Lopez S. Taphonomie et interpretation des paleoenvironnements // Geobios M. S. 1995. N 18. P. 137—154.
10. Fernandez-Lopez S. Ammonites, ciclos tafonomicos y ciclos estratigraficos en plataformas epicontinentales carbonaticas // Rev. Espanola Paleontol. 1997. N 12 (2). P. 151—174.
11. Martire L., Pavia G. Taphonomic Analysis of Bajocian Ammonites from NW France (Normandy, Poitou) // GeoResearch Forum. 1996. Vol. 1—2. P. 305—316.
12. Pavia G., Martire L. The importance of taphonomic studies on biochronology: examples from the european Middle Jurassic // Cuadernos de Geol. Iberica. 1997. N 23. P. 153—181.

ВНИГНИ, Москва

Поступила в редакцию
29.01.02

TYPE OF BURIAL AND LIVING FORMS OF LATE BAJOCIAN — MIDDLE BATHONIAN AMMONOIDS IN NORTH CAUCASUS AND CENTRAL ASIA

N.V. Besnosov, V.V. Mitta

The taphonomy and paleoecology of the late Bajocian — middle Bathonian ammonoids in marine basins of the North Caucasus and Central Asia are considered. The diversity of the living forms among Ammonoidea is caused by their adaptation to various conditions of environment.