

# Особенности зональной стратиграфии макрофауны на примере аммонитов

Проф. Евгений Юрьевич  
Барабошкин (МГУ)



*Parapuzosia seppenradensis*, К<sub>2</sub>, диаметр 1,80 м (полный диаметр был 2,55-3,5 м;  
прижизненная масса ~1455 кг, из которых раковина ~705 кг)  
(<https://en.wikiversity.org>)

# Содержание

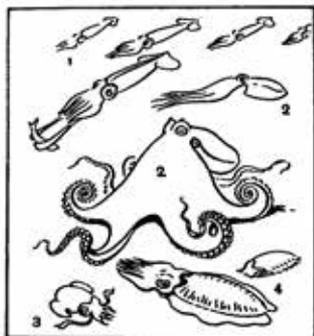
- Краткие сведения о биологии аммонитов
- Экологические группировки
- Распространение раковин аммонитов и палеоареалы
- Палеобиогеография и корреляция шкал разных палеобиогеографических поясов
- Диахронность
- Параллельные шкалы
- Особенности аммонитовых зон в разных обстановках осадконакопления
- Аммонитовые шкалы

# **Краткие сведения о биологии аммонитов**

# Современные головоногие моллюски



*Spirula*  
([www.pinterest.es](http://www.pinterest.es))



1 - стайка кальмаров *Ommastrephes sloaneipacificus*

2 - осьминог *Octopus vulgaris*

3 - кальмар *Rossia glaucopsis*

4 - каракатица *Sepia officinalis*

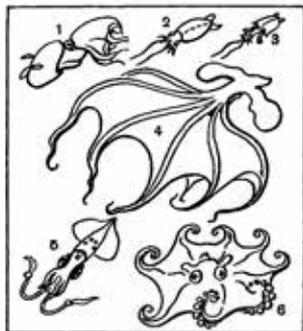
(Жизнь животных, 1968)



*Argonauta* ([www.nationalgeographic.com/](http://www.nationalgeographic.com/))



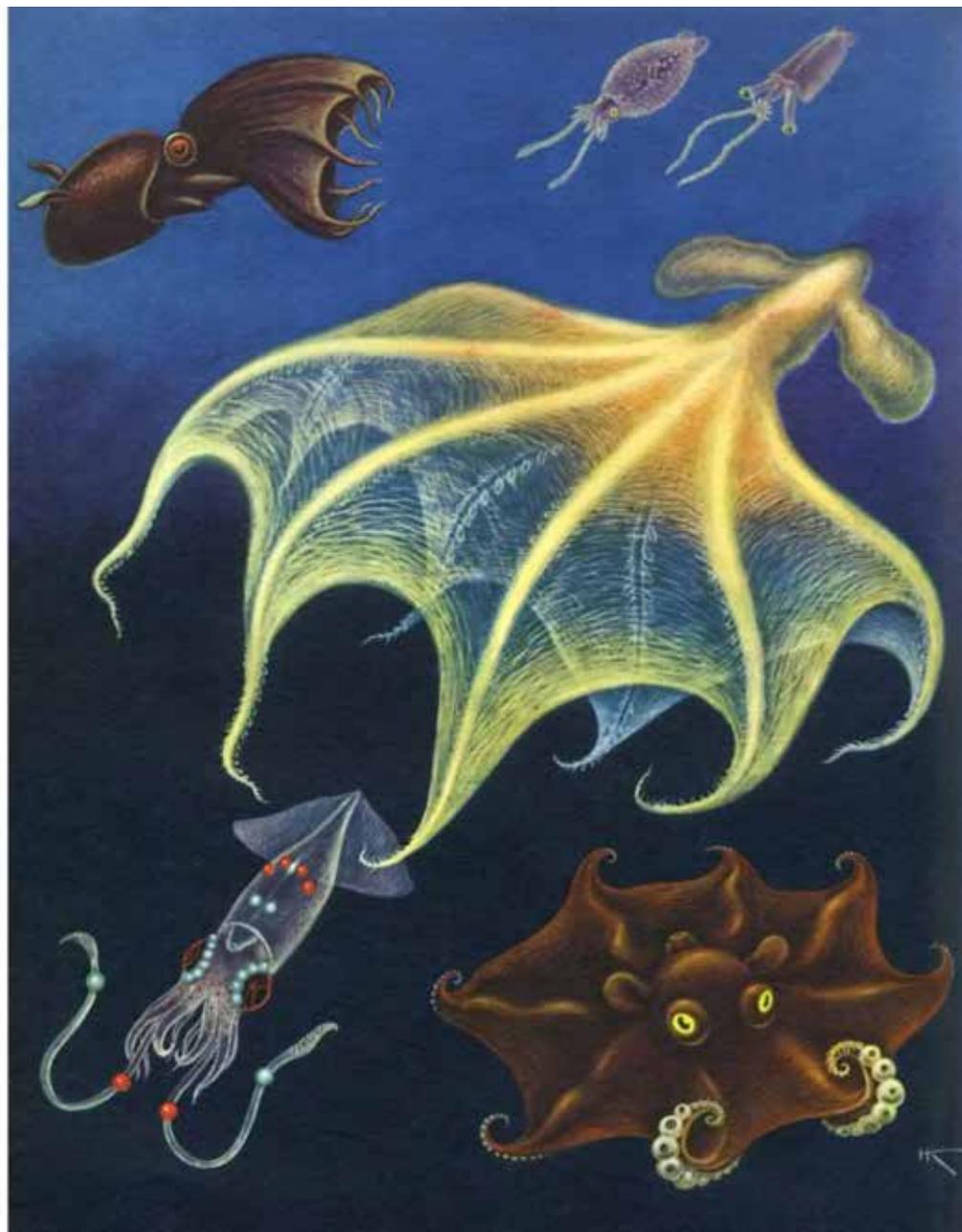
# Современные головоногие моллюски



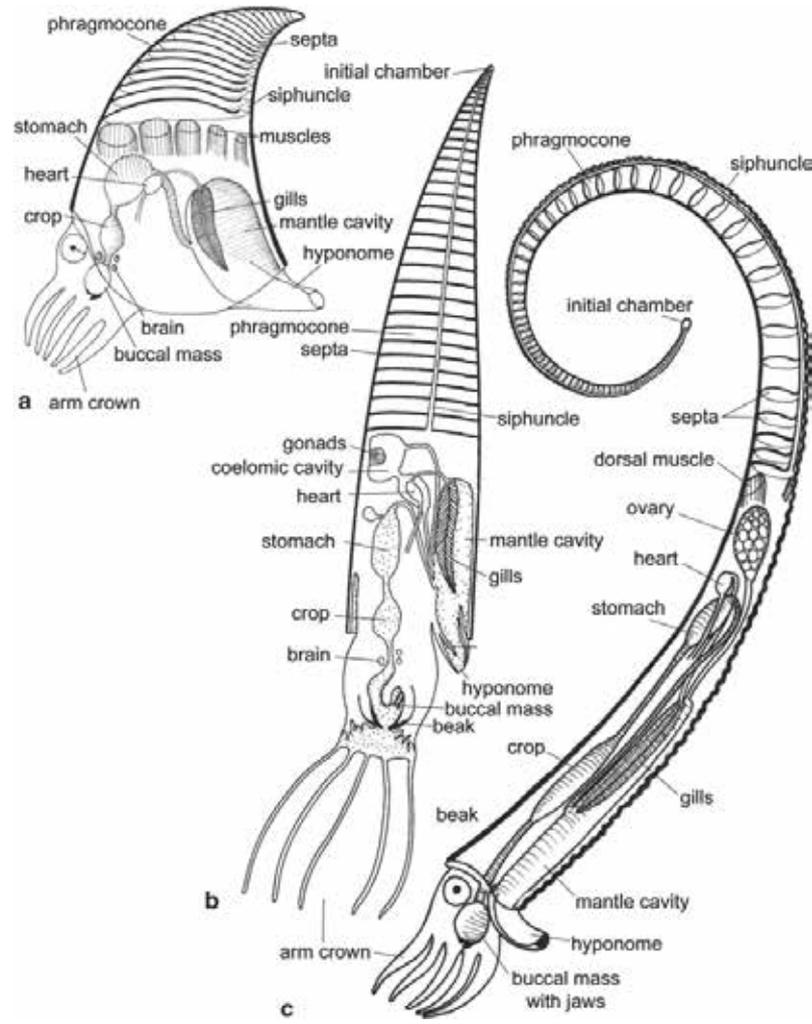
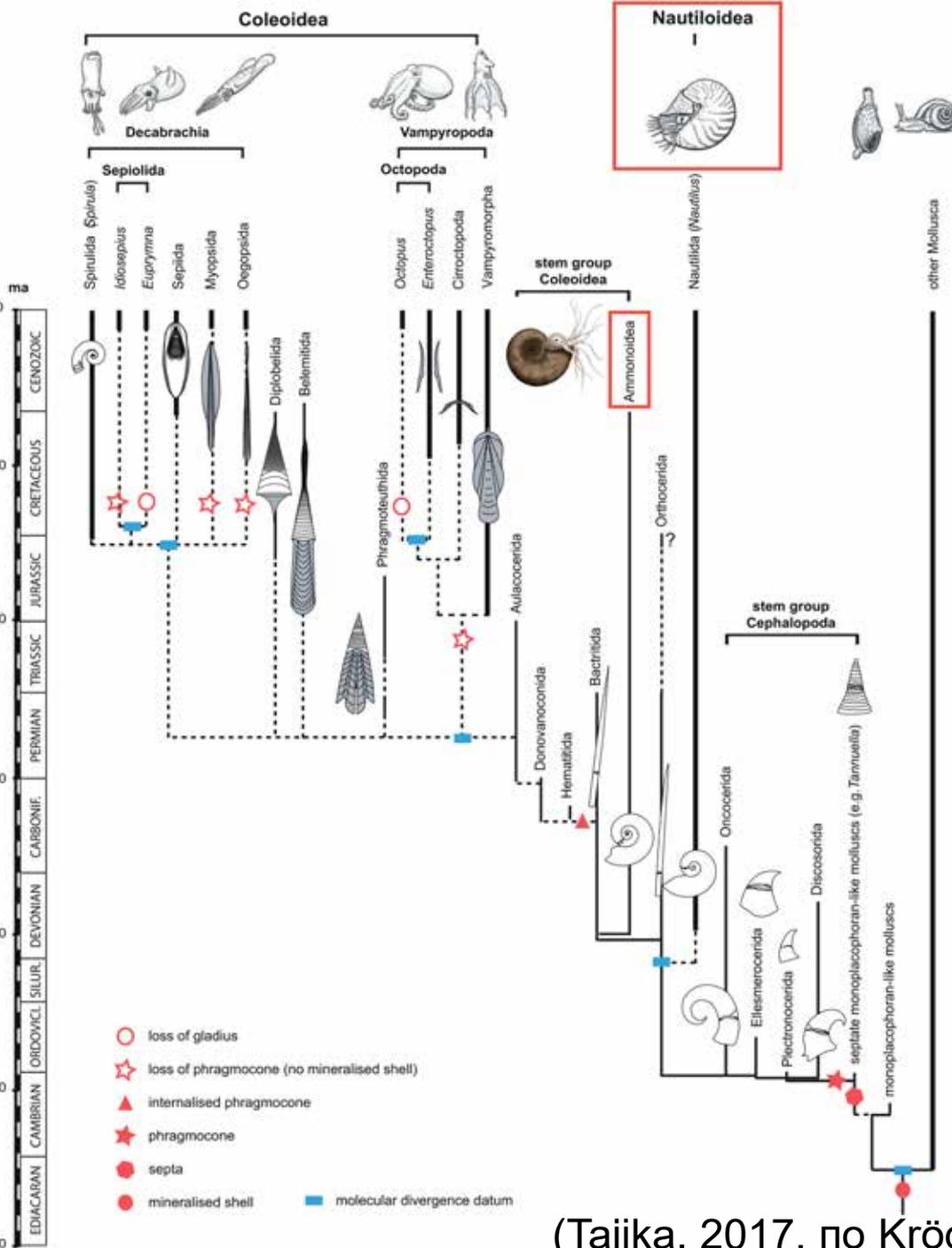
- 1 - осьминог *Vampyroteuthis infernalis*
- 2 - глубоководный кальмар *Cranchia scabra*
- 3 - глубоководный кальмар *Bathothetauma lyromma*
- 4 - глубоководный осьминог *Cirrothetauma murrayi*
- 5 - кальмар *Thaumatolampas diodema*
- 6 - глубоководный осьминог *Opistoteuthis depressa* (Жизнь животных, 1968)



*Nautilus* (<https://oceana.org/>)



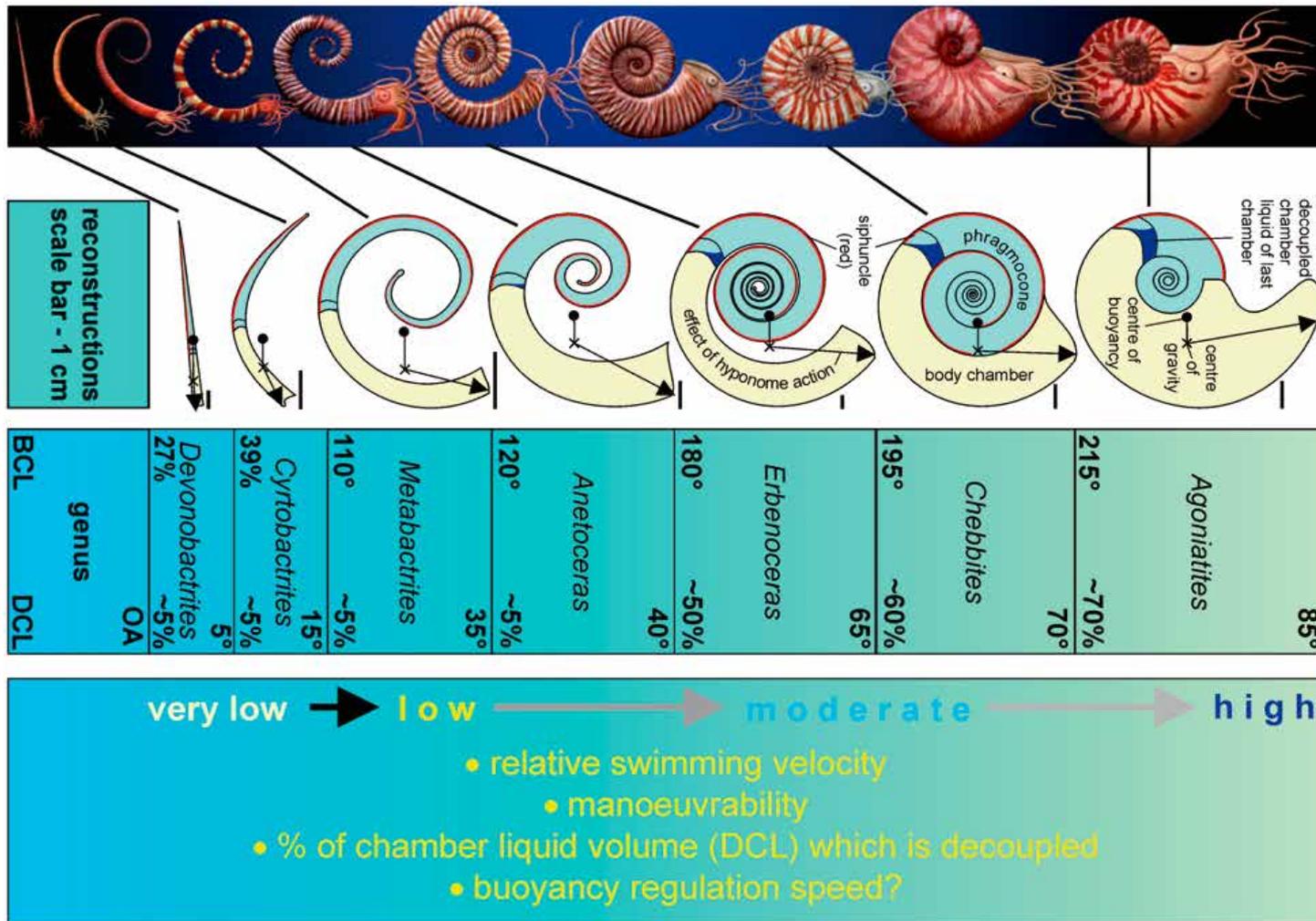
# Филогения



(Klug et al., 2015)

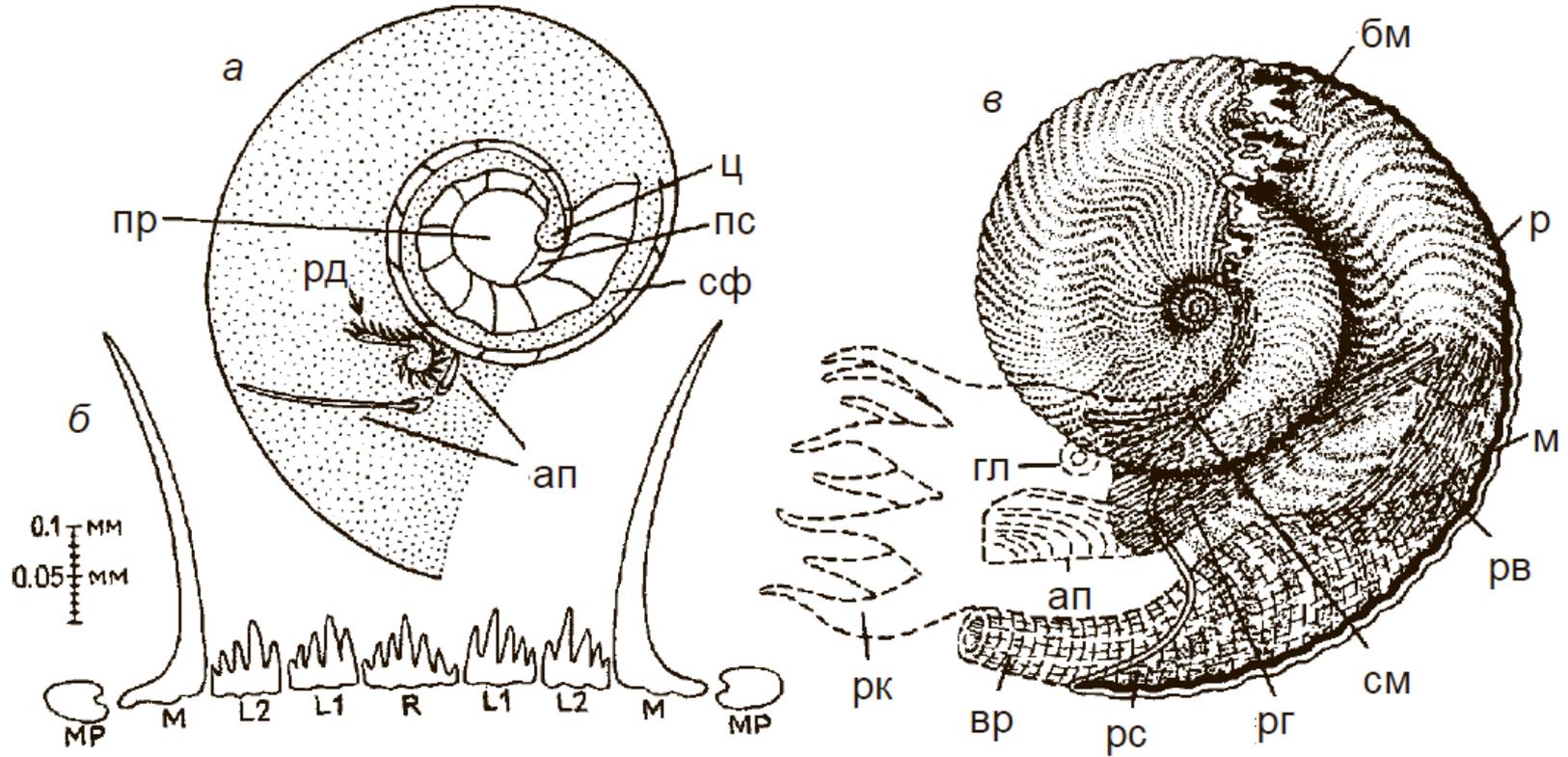
(Tajika, 2017, по Kröger et al., 2011)

# Происхождение



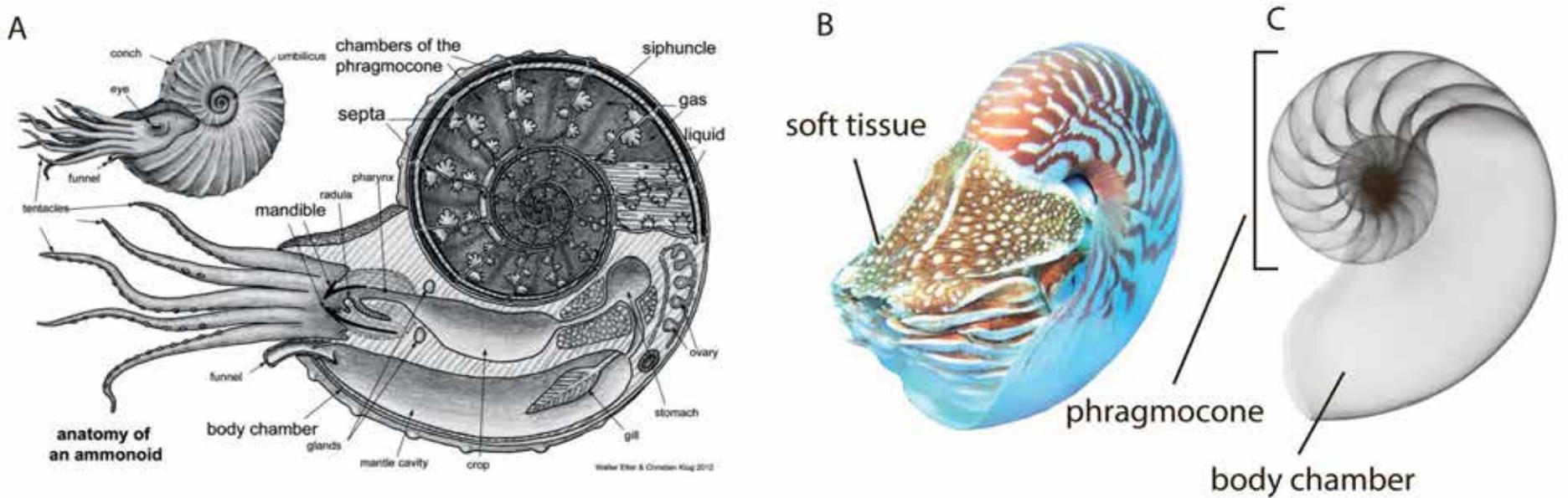
Эволюция спиральных раковин аммоноидей из прямых бакритидных раковин и влияние на длину камеры тела, ориентацию апертуры, угол наклона струи гипнома, гидродинамическую стабильность и интерпретацию плавательных способностей на протяжении всей эволюции. BCL - длина жилой камеры, OA - ориентация апертуры, DCL - жидкость камеры (Tajika, 2017, по Klug, Korn, 2004; Klug et al. 2008)

# Строение аммонитов



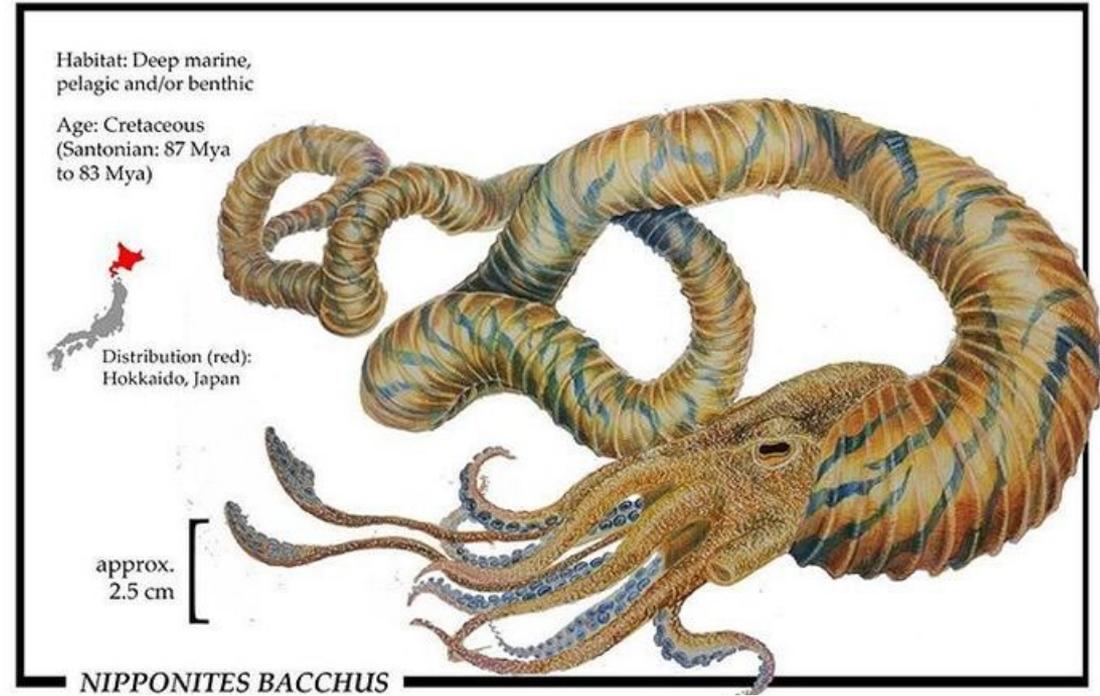
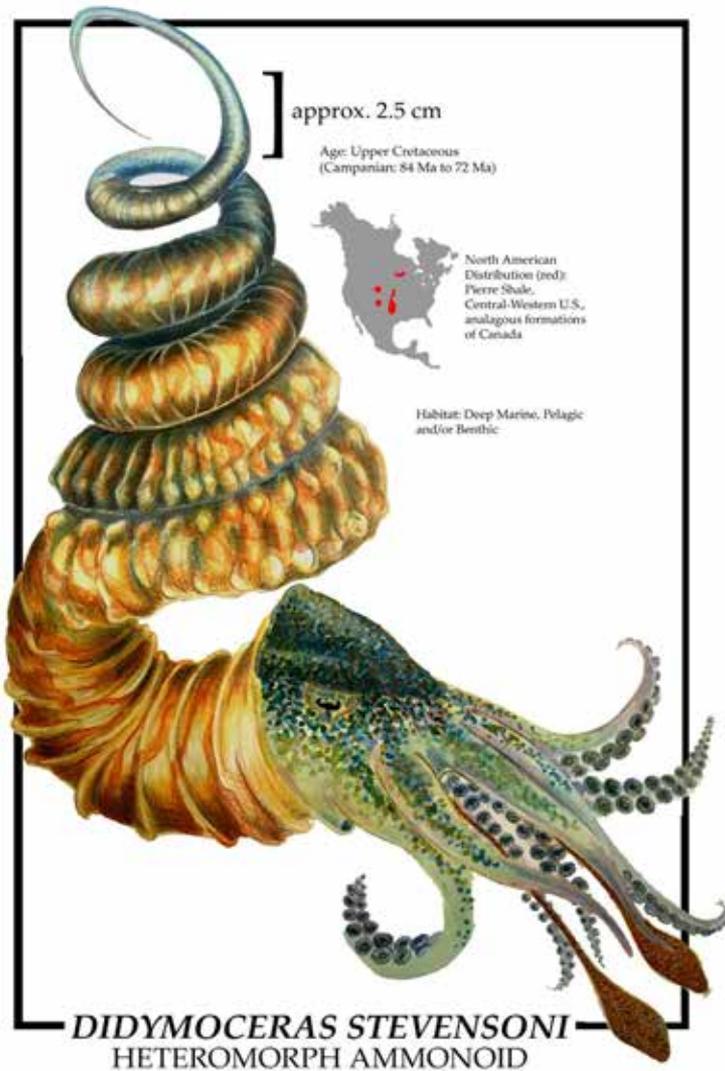
*Aconeceras* (K<sub>1</sub>): а - ювенильная раковина, б - радула, в - реконструкция мускулатуры. ап - аптих; бм - брюшной мускул; вр - воронка; вч - верхняя челюсть (контраптих); гл - глаз; кл - клюв; м - мантия; нч - нижняя челюсть (аптих); пр - протоконх; пс - просифон; р - раковина; рв - мускулы воронки; рг - мускулы головы; рд - радула; рк - руки; рс - ростр; сз - симфиза; см - спинной мускул; сф - сифон; ц - цекум; R - рахидиальный зубец; L1, L2 - 1 и 2 боковые зубцы; маргинальные: М - зубец; МР - пластина (Михайлова, Бондаренко, 2006)

# Строение аммонитов



Морфология раковины и анатомия аммоноидей (A) и современных наутилусов (B) (Тажика, 2017, по Klug, Etter, 2012; Ward et al. 2016). КТ - сканирование наутилуса *Nautilus pompilius* (C)

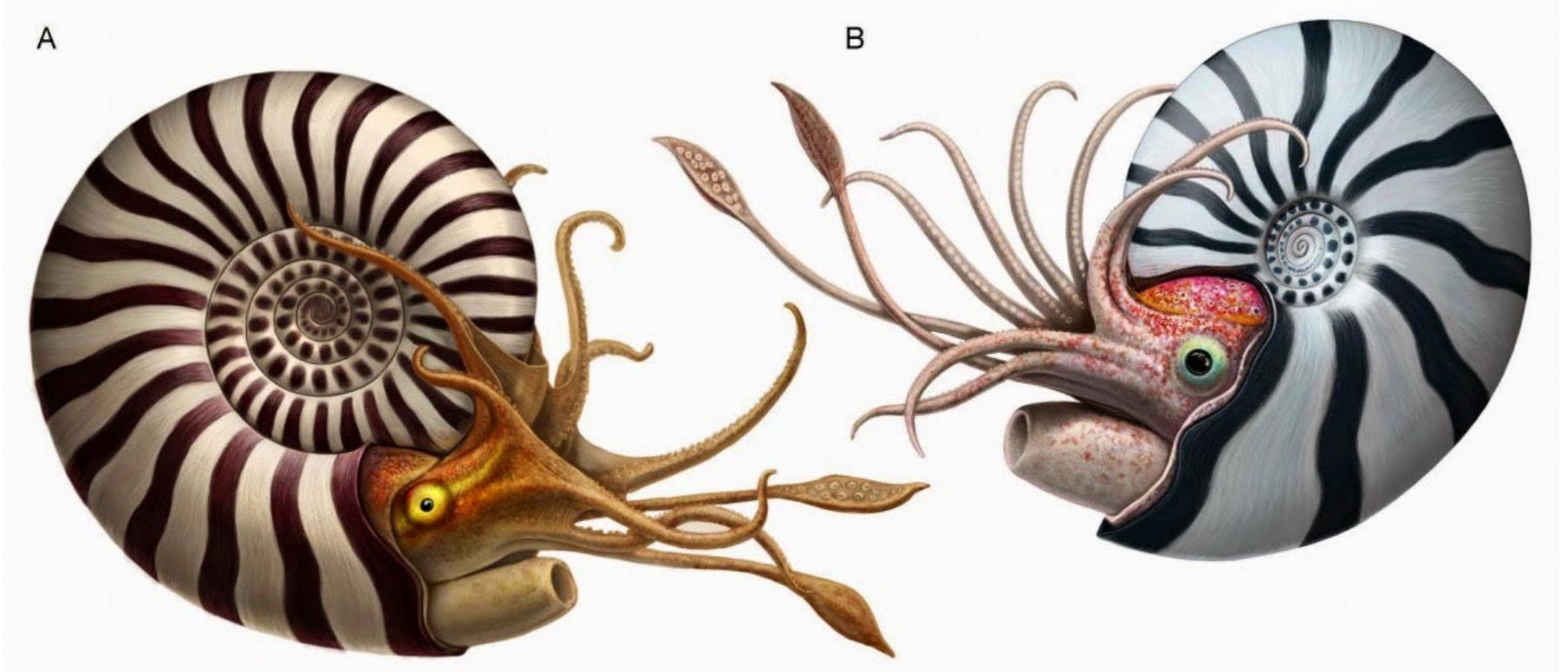
# Реконструкции аммонитов



**Emericiceras**



# Реконструкция аммонитов



(Mironenko, 2015)

# Моно-, ди- и полиморфизм



a



b



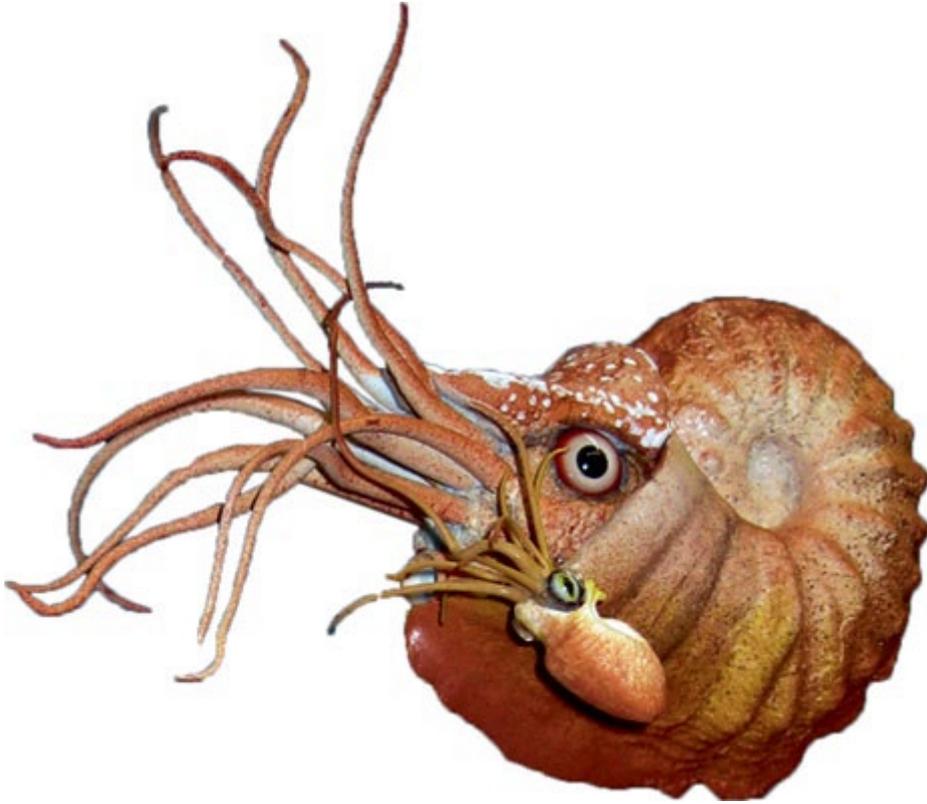
k



l

*Neogastrolites cornutus*  
(Whiteaves). **K<sub>2</sub>cm**, Park County,  
Wyoming (Reyment, Kennedy,  
1998)

# Моно-, ди- и полиморфизм

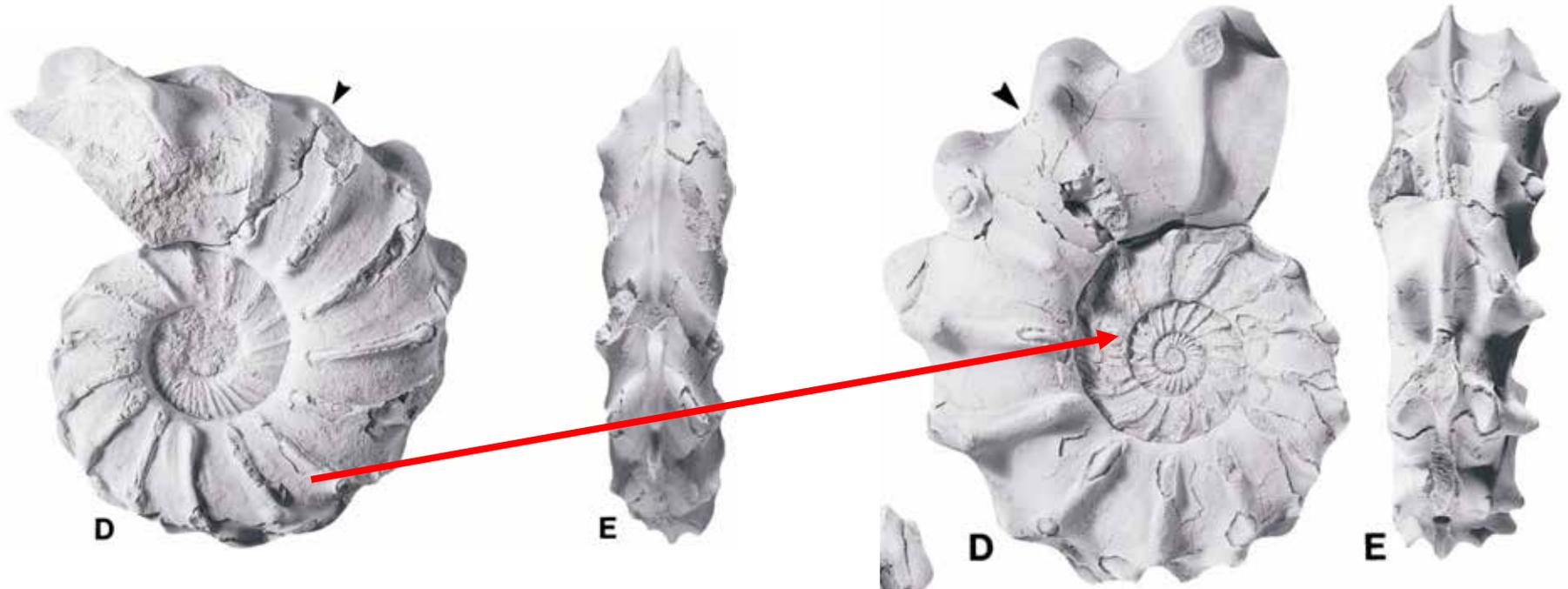


Модель диморфной пары  $J_2$  *Phlycticeras* / *Oecoptychius*. *Oecoptychius* мог использовать модифицированную руку для передачи сперматофора. Естественно, что многие аспекты этой реконструкции основаны на предположениях (Klug et al., 2015)



Взрослые особи диморфной пары *Oecoptychius refractus* (Reinecke 1818) (вверху слева; микроконх) и *Phlycticeras pustulatum* (Reinecke 118) (внизу, макроконх).  $J_2cl$ , Юрские горы, Швейцария

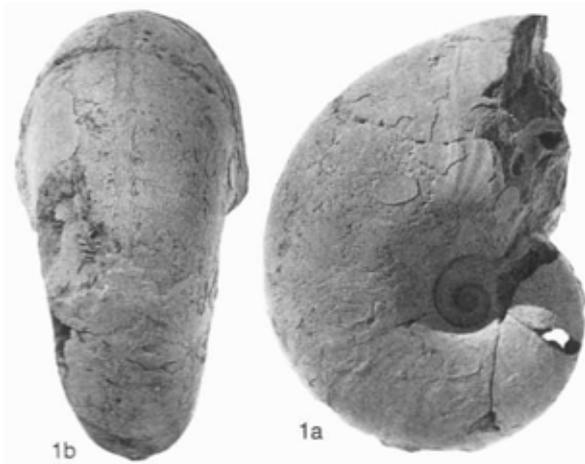
# Микро- и макроконхи



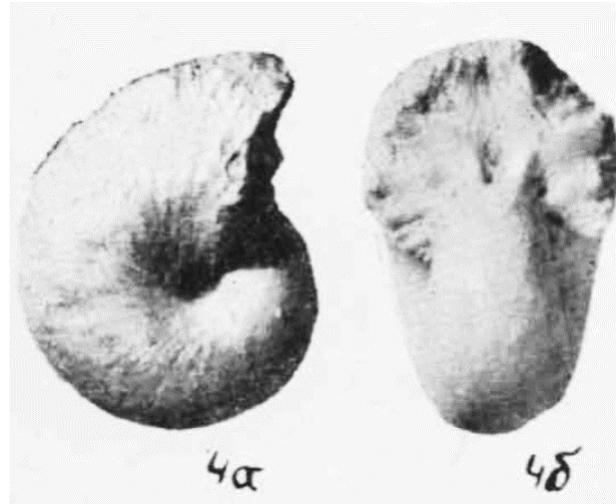
**K<sub>2</sub>t** Микроконх *Collignoniceras woollgari*  
*regulare* (Haas, 1946) «gracile form»  
(Kennedy, Cobban, Landman, 2001)

**K<sub>2</sub>t** Макроконх *Collignoniceras woollgari*  
*regulare* (Haas, 1946) «robust form»  
(Kennedy, Cobban, Landman, 2001)

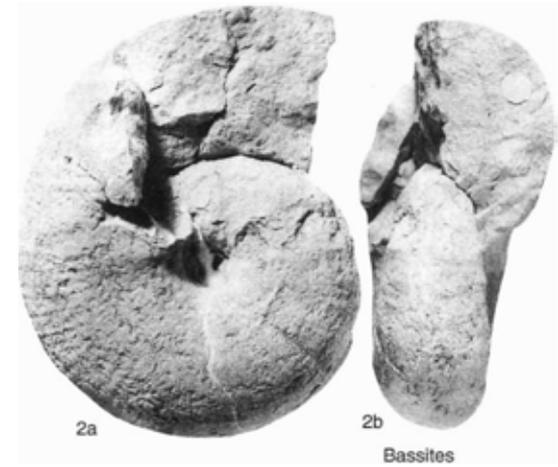
# Конвергенция



*Pseudophyllites*  
Kossmat, 1895  
Lytoceratina,  
Tetragonitaceae  
**K<sub>2</sub>m**



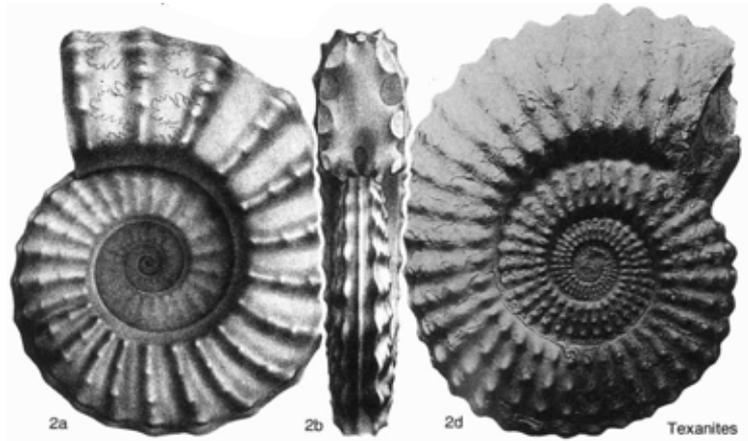
*Phyllopachyceras*  
Spath, 1925  
Phylloceratina,  
Phyllocerataceae  
**K<sub>1v</sub>-K<sub>2</sub>m**



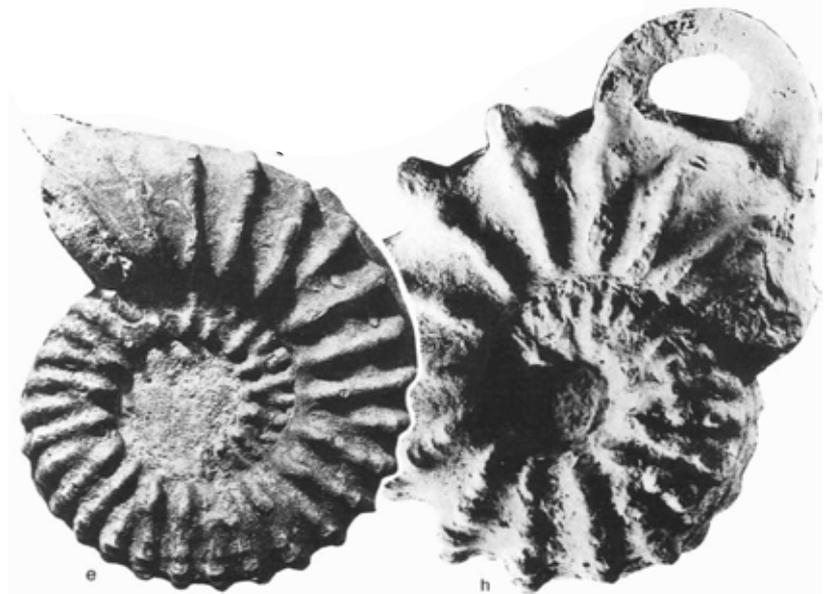
*Bassites* Cobban, 1987  
Ammonitina,  
Desmocerataceae  
**K<sub>2</sub>t**

(Treatise..., 1996)

# Конвергенция



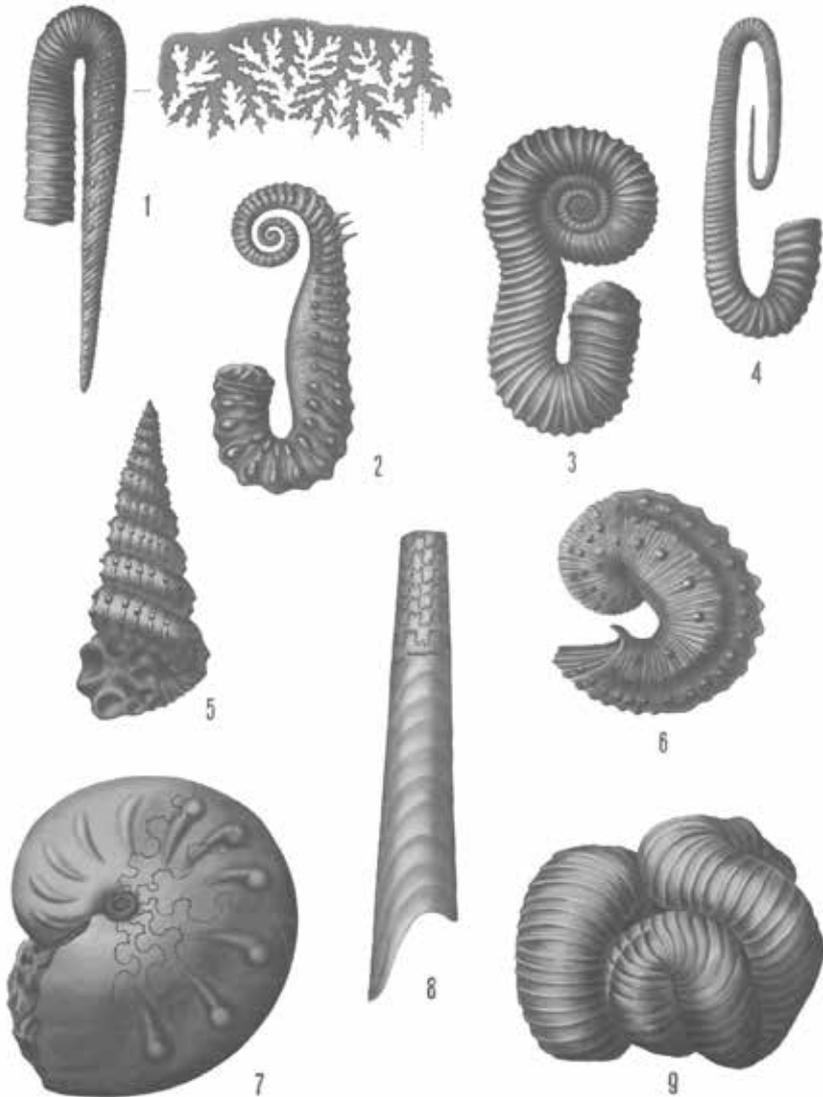
*Texanites* Spath, 1932  
Ammonitina, Acanthocerataceae  
**K<sub>2</sub>cn<sub>2</sub>-cp<sub>1</sub>**



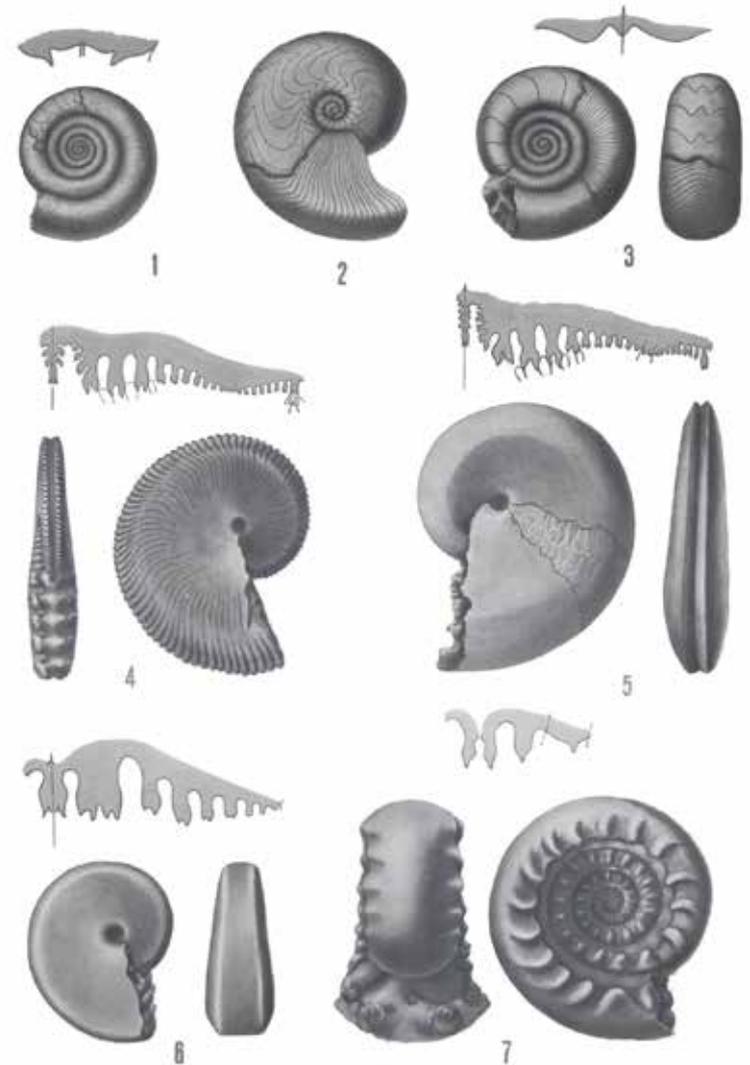
*Mortonicerias* Meek, 1876  
Ammonitina, Acanthocerataceae  
**K<sub>1</sub>al<sub>3</sub>**

(Treatise..., 1996)

# Морфология раковины



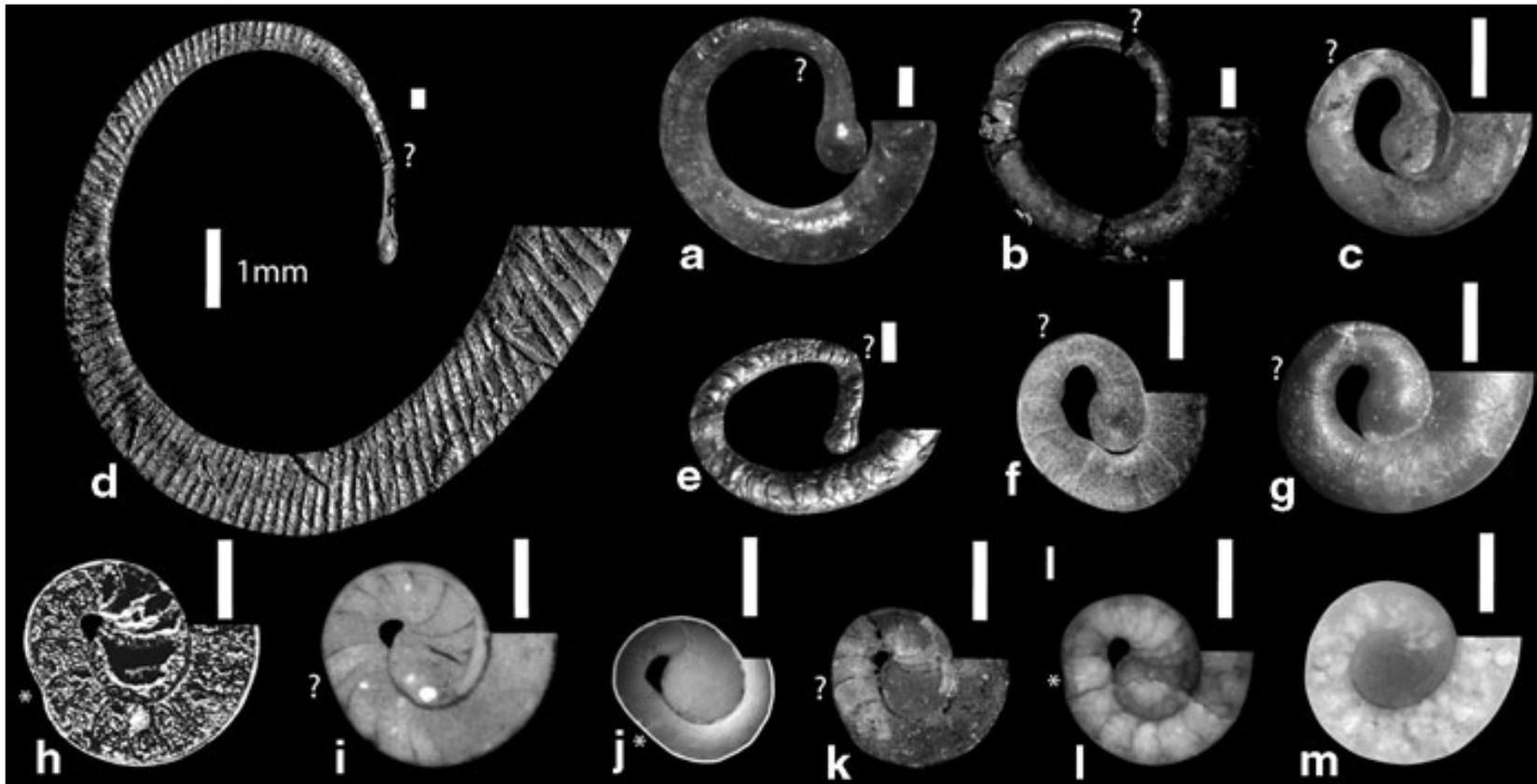
1 - Hamulina, 2 - Ancyloceras, 3 - Macroscaphites, 4 - Hamites,  
5 - Turrilites, 6 - Scaphites, 7 - Tissotia, 8 - Baculites,  
9 - Nipponites



1 - Oxyclymenia, 2 - Manticoceras, 3 - Anarcestes,  
4 - Artinskia, 5 - Medicottia, 6 - Parapronorites,  
7 - Paragastrioceras

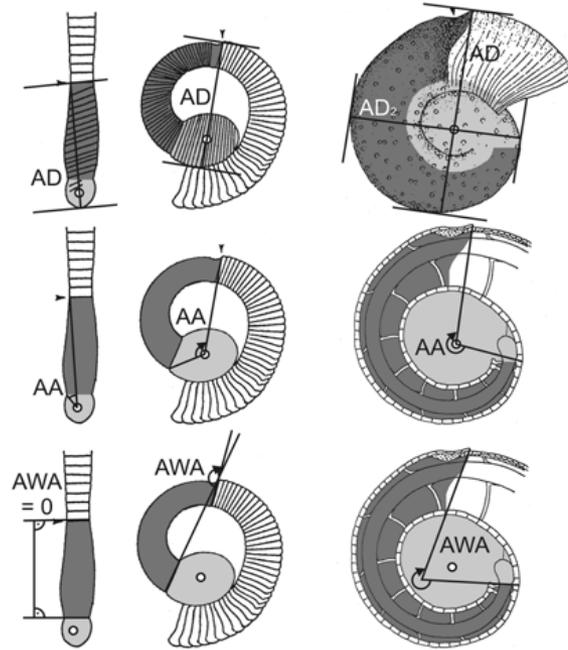
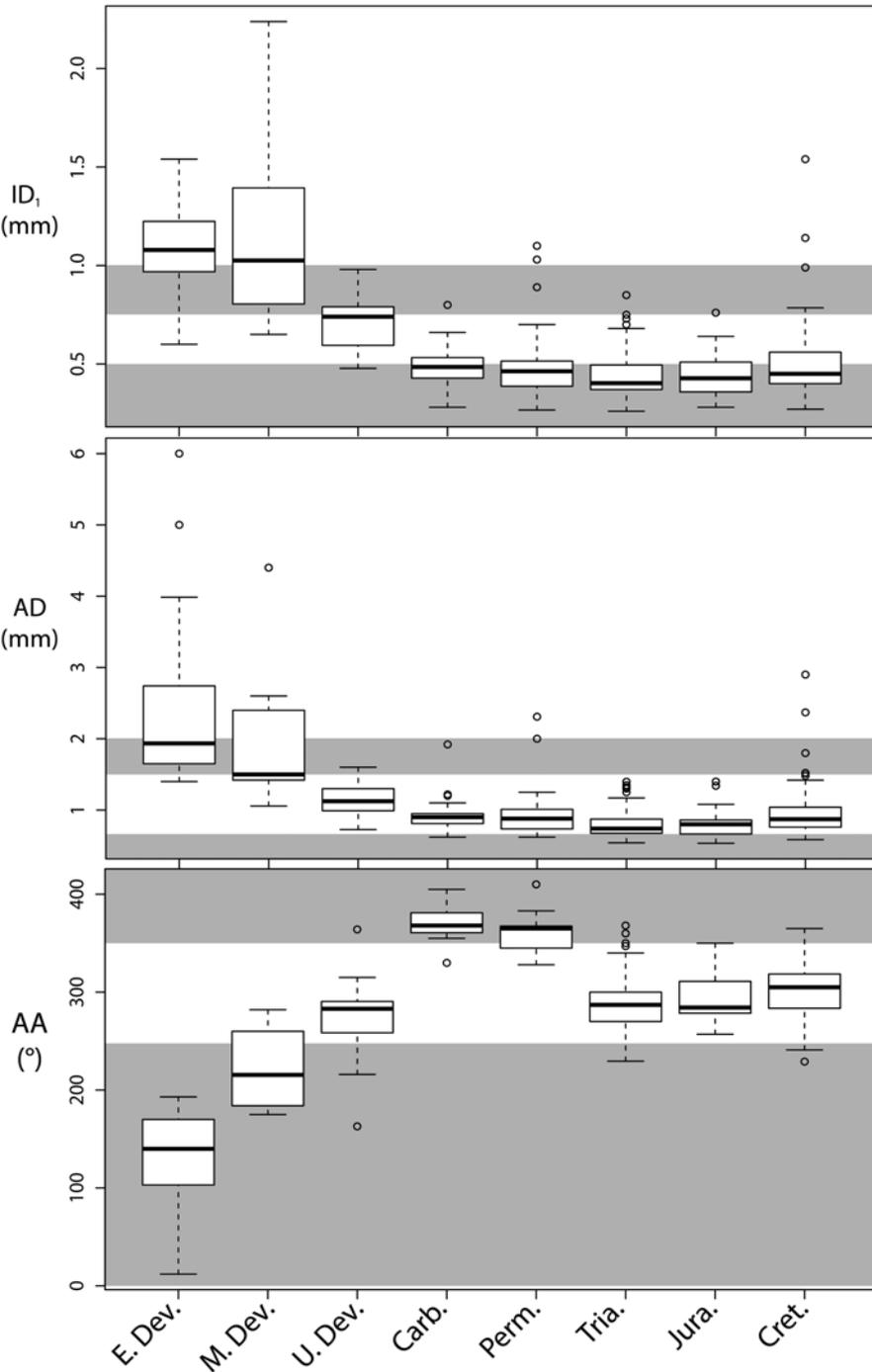
**Факторы, влиявшие  
на распространение  
раковин аммонитов**

# Планктонная стадия



Уменьшение размеров эмбриональной раковины и зияния у  $D_1$ – $D_2$  аммонитов (по De Baets et al., 2012). a - *Mimosphinctes khanakasuense*, b - *Irdanites kaufmanni*, c - *Convoluticeras lardeuxi*, d - *Metabactrites fuchsi*, e - *Gyroceratites heinricherbeni*, f - *Gyroceratites* cf. *laevis*, g - *Gaurites sperandus*, h - *Latanarcestes* aff. *noeggerathi* auct., i - *Sellanarcestes cognatus*, j - *Anarcestes lateseptatus*, k - *Paranarcestes pictus*, l - *Praewerneroceras suchomastense*, m - *Fidelites fidelis*. Конец эмбриональной раковины - звездочка или вопрос (не определен) (Ammonoid Paleobiology, 2015)

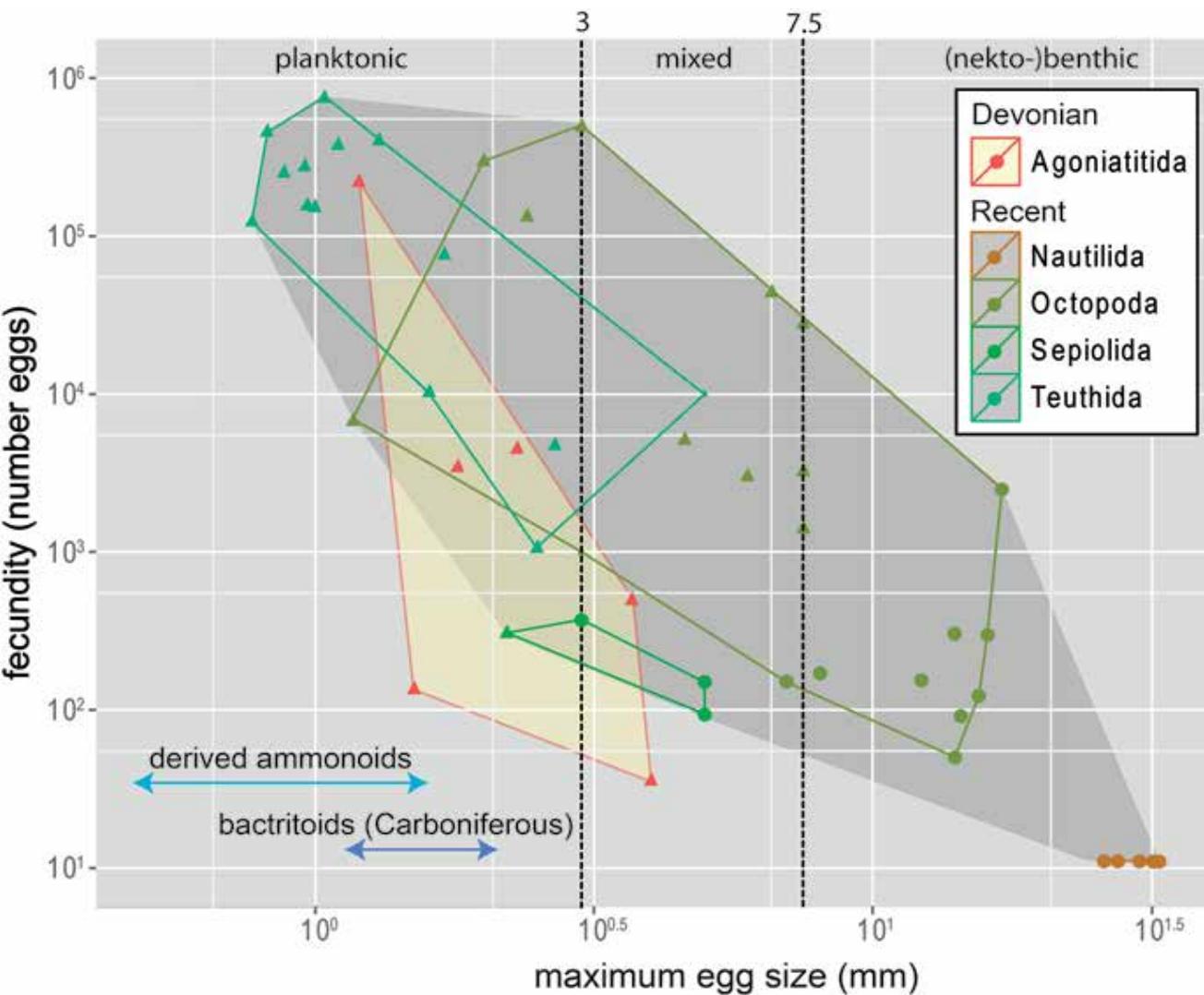
# Планктонная стадия



## Морфология аммонителлы

Размеры первой камеры (**ID**), аммонителлы (**AD**) и угла сворачивания (**AA**) во времени (по De Baets et al. 2012). «Усы» = минимумы и максимумы, коробки = 2 средние квартиля, полоса = медиана, круги = аномалии). Серые / белые области – разделы между маленьким, средним, большим и очень большим для ID и AD, а также маленьким, средним и большим для AA (Ammonoid Paleobiology, 2015, по Landman et al., 1996)

# Планктонная стадия



Зависимость средней плодовитости (количества яиц) от максимального размера яиц у современных головоногих и девонских аммонитов (по De Baets et al. 2012).

Максимальный диаметр эмбриональной раковины взят за размер яиц аммонитов. Стрелки - диапазон размеров эмбриональной раковины (AD) для аммонитов (0,5–1,5 мм) и каменноугольных бактритов (1,2–2 мм). Показаны современные таксоны с планктонными (кружки) и нектобентосными (треугольники) мальками; для размеров 3-10 мм, известны как планктонные, так и непланктонные мальки (Ammonoid Paleobiology, 2015)

# Планктон

~ 70% бентоса имеет пелагическую личинку, что иногда составляет до 100% сообществ зоопланктона  
(Беклемишев, 1969; Кафанов и др., 2000)



Пелагические личинки донных животных: 1-4 - личинки иглокожих; 5 - личинка немертины - пилидий; 6 - личинка кольчатых червей - трохофора; 7 - мюллеровская личинка ресничных червей - турбеллярий; 8 - велигер брюхоногих моллюсков; 9 и 10 - личинка ракообразных - науплиус и зоеа  
(Зенкевич, 1951)

# Ареалы планктона



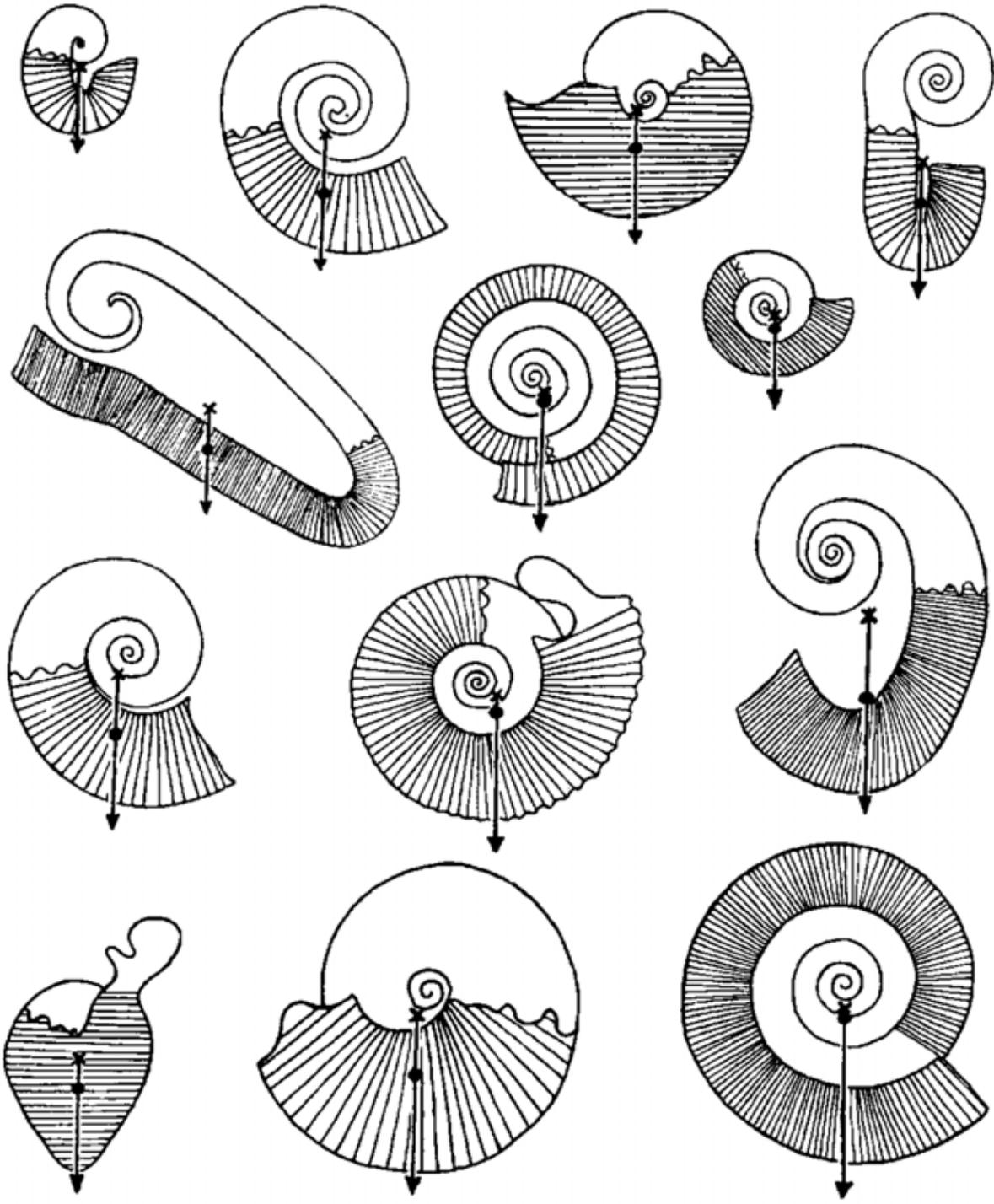
Ареал ограничивается линиями, соединяющими самые наружные нахождения вида

Схема функционального разделения ареалов пелагических животных.

Стрелки - направление активных миграций или переноса особей течениями (Беклемишев, 1969)

- В современных океанах виды с планктонной личинкой распространены преимущественно в литоральной и sublиторальной зонах тропических и субтропических морей
- В современных высоких широтах обоих полушарий и в абиссальной зоне преобладают прямое развитие и живорождение или развитие с лецитотрофной личинкой (т.е. из яиц с запасом питательных веществ)

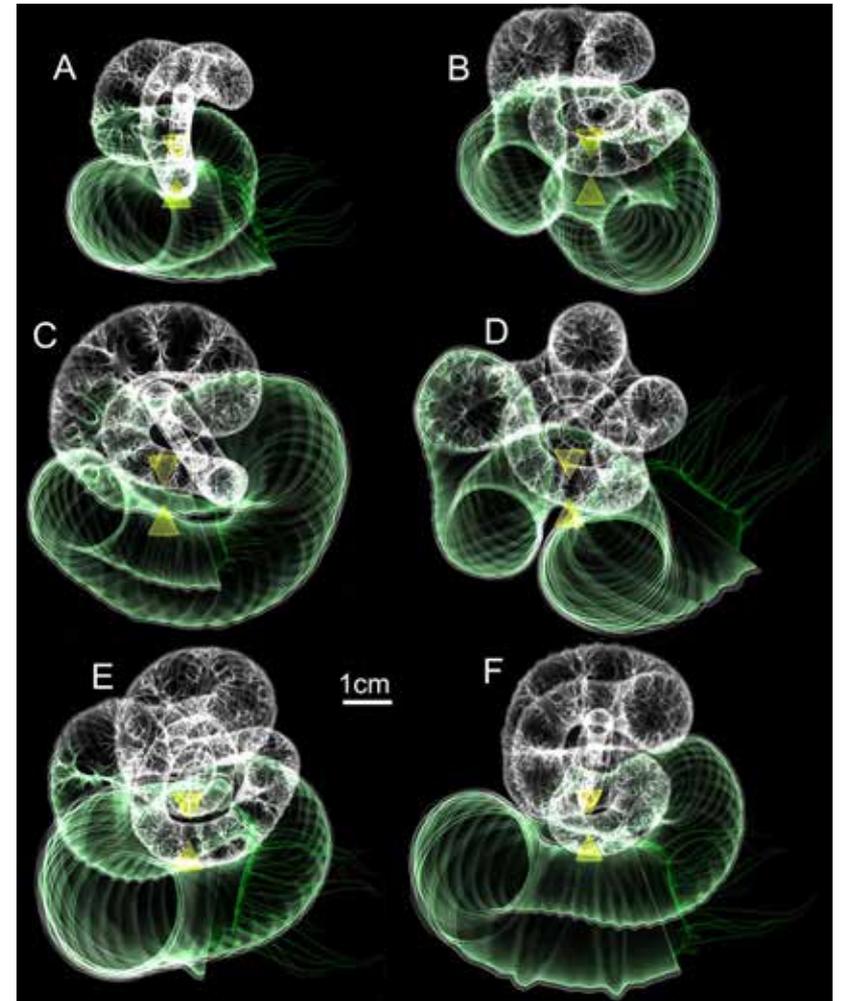
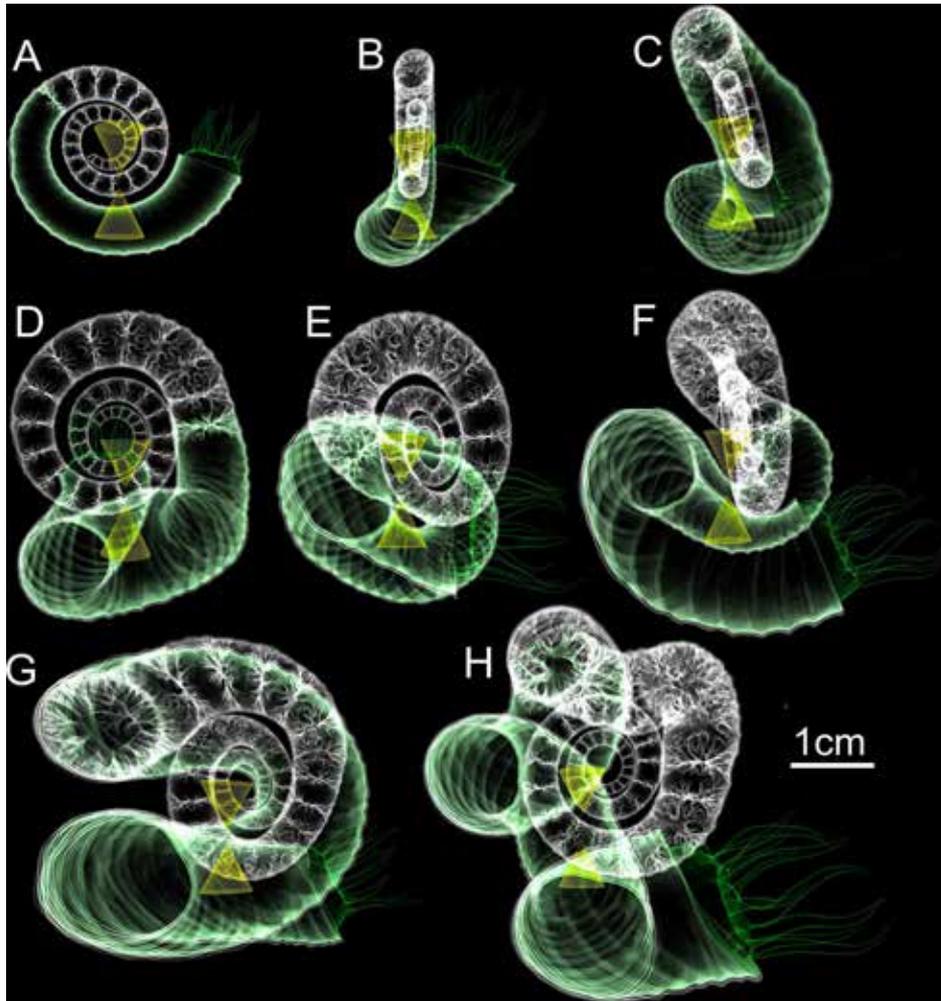
# **Образ жизни (экологические группировки)**



# Положение в толще воды

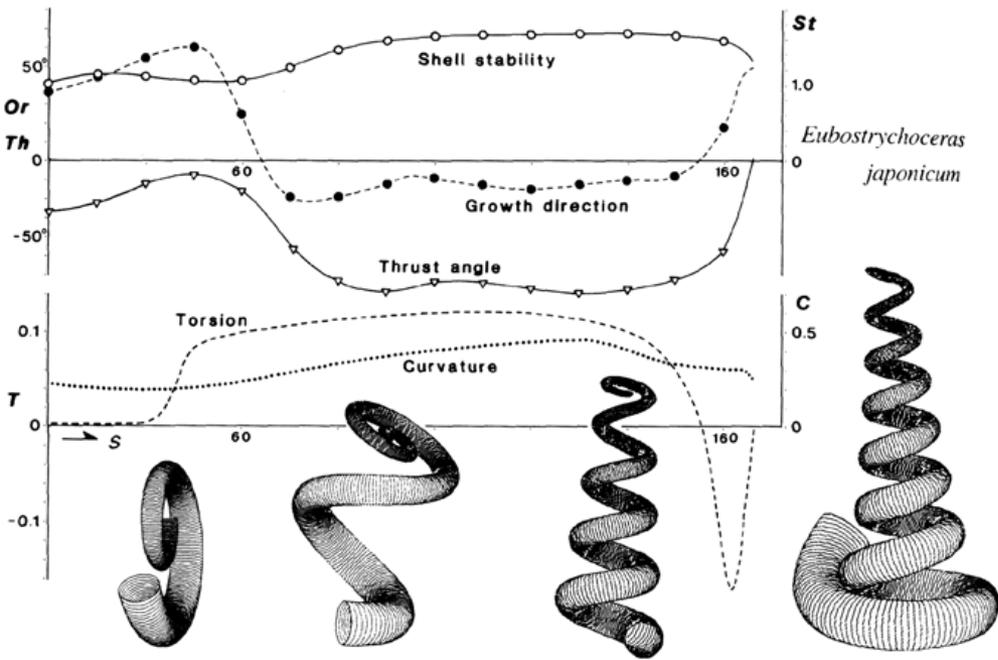
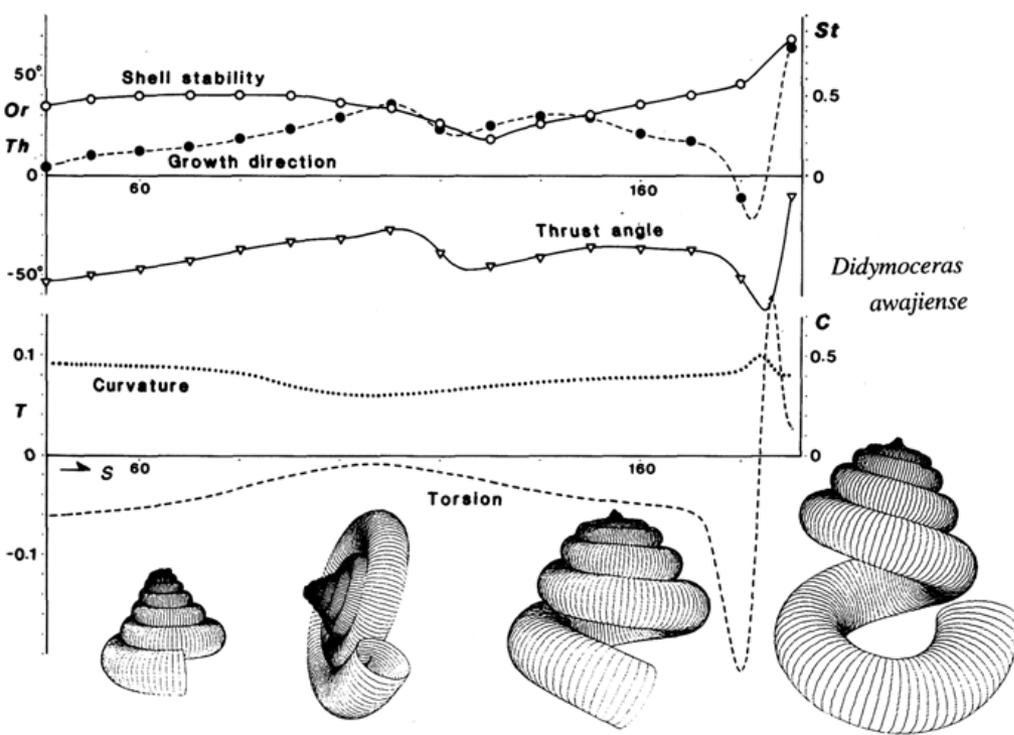
(Treatise..., 1957)

# Положение в толще воды



Гидростатические модели восьми онтогенетических стадий (A-H) *Nipponites mirabilis*, модели ориентированные вентральным краем апертуры вправо. Вершина верхнего конуса соответствует центру плавучести, а вершина нижнего конуса - центру масс. В состоянии покоя эти два центра выровнены по вертикали, что указывает на правильную статическую ориентацию живых *Nipponites mirabilis* (Peterman et al., 2020)

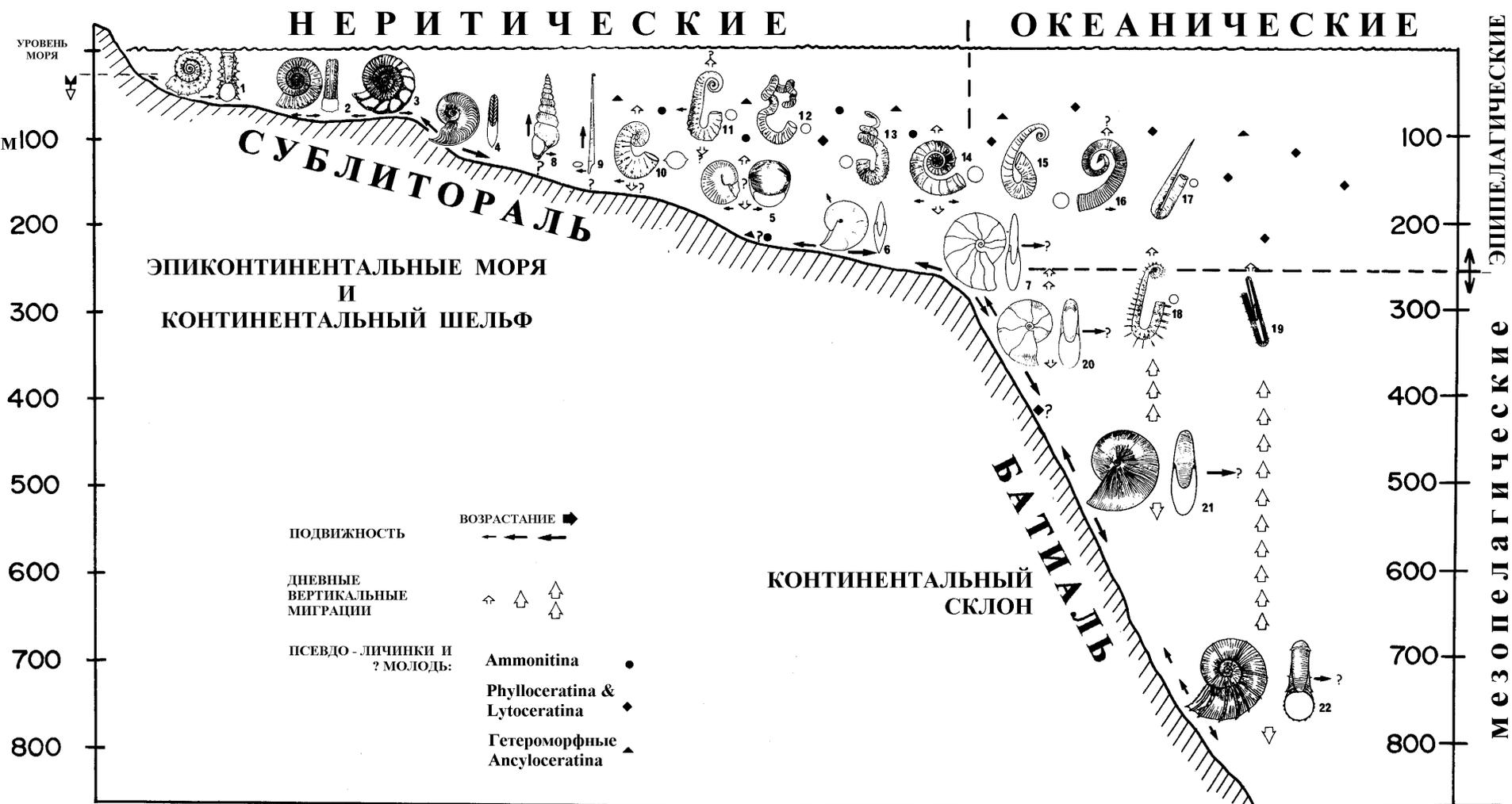
# Положение в толще воды



Кривизна раковины, кручение, направление роста, а также гидродинамические характеристики (гидродинамическая устойчивость, ориентация устья и угол тяги струи гипнома) (Тажика, 2017, по Okamoto, 1996)

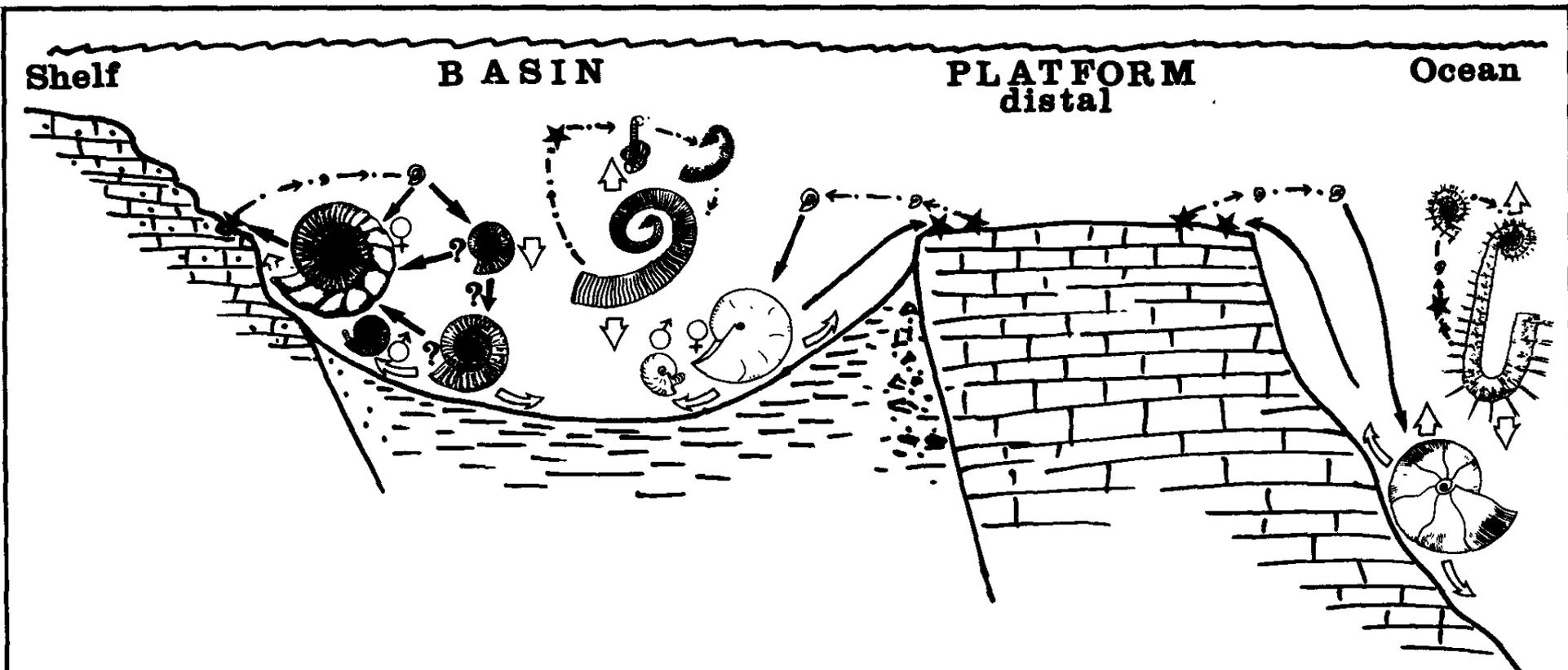


# Образ жизни (экологические группировки)



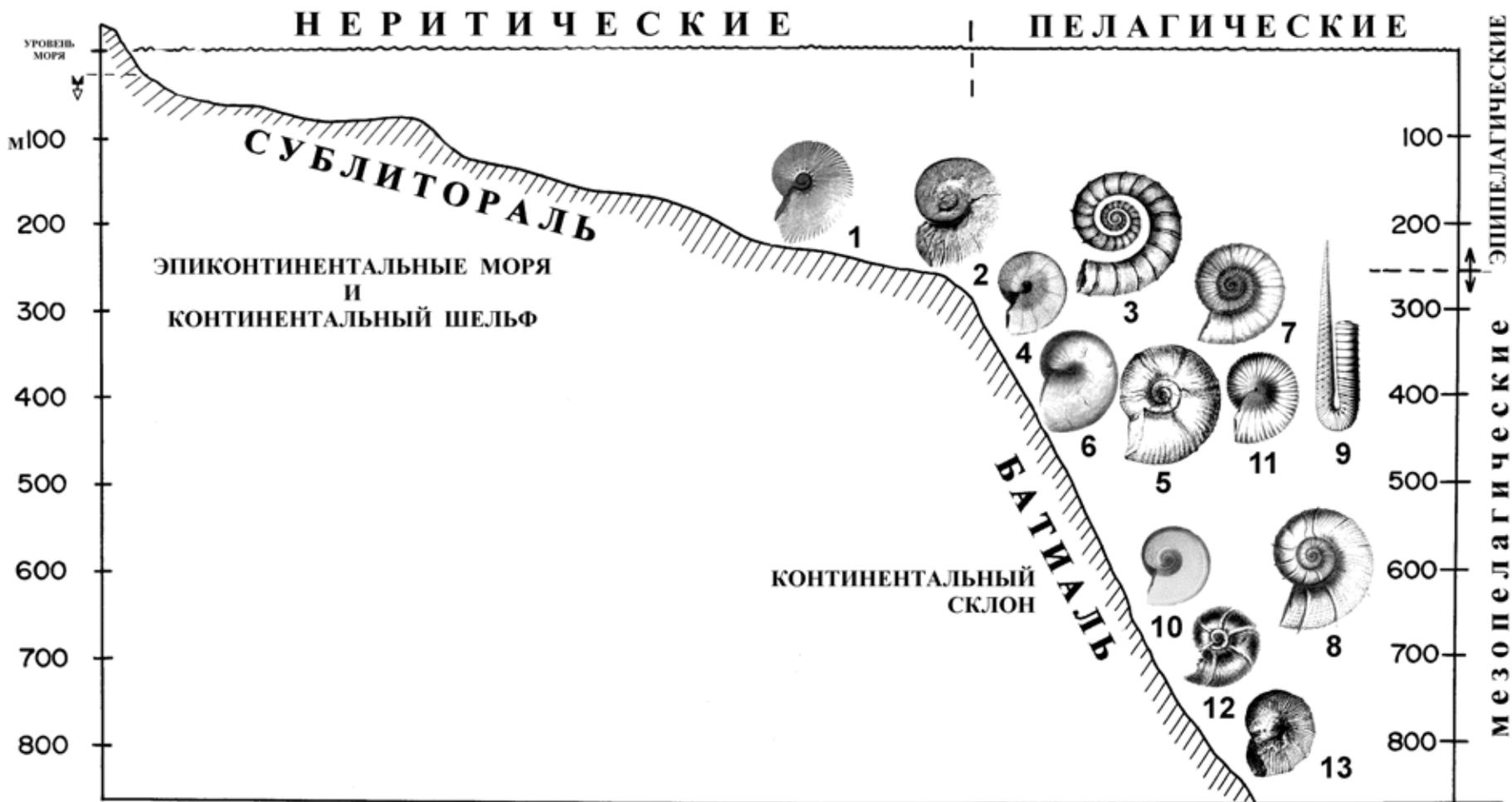
Предполагаемый образ жизни некоторых юрско – меловых аммонитов (по Westermann, 1990)

# Образ жизни (экологические группировки)



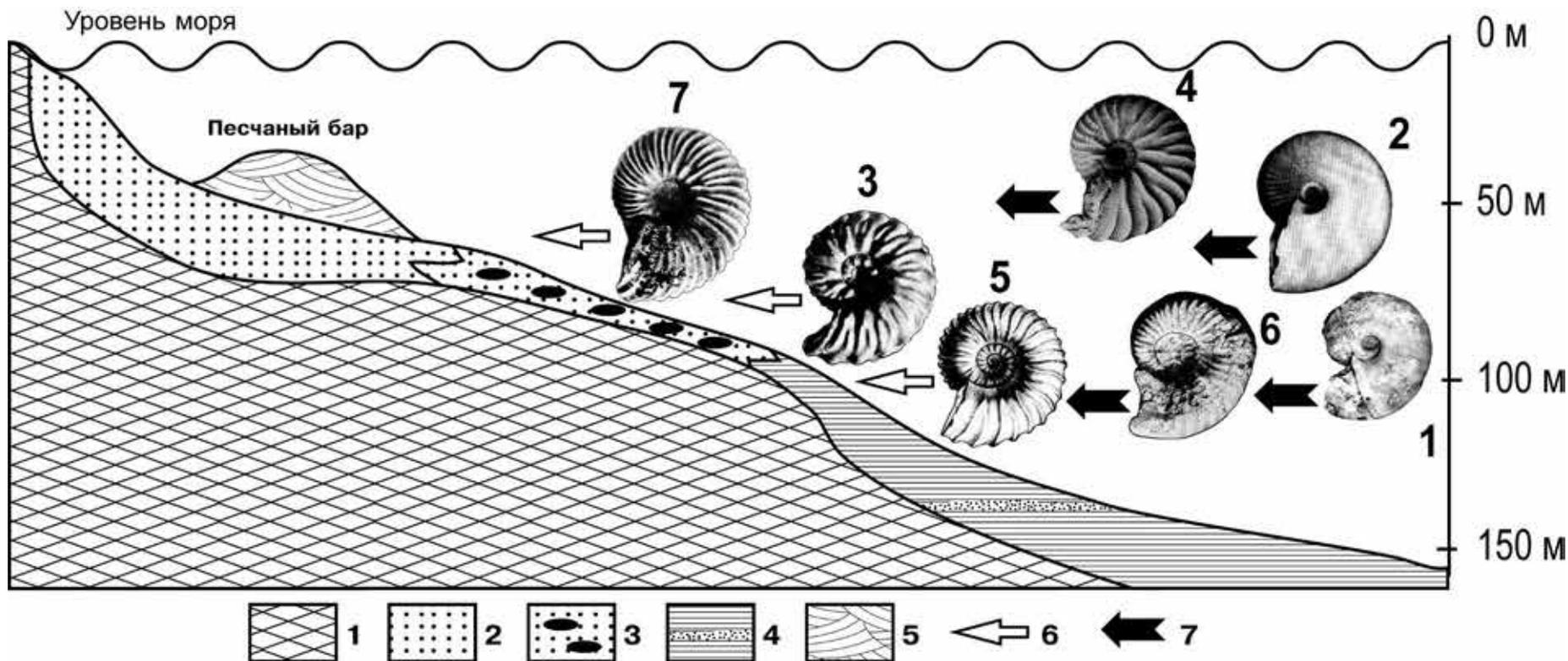
Возможные жизненные циклы Ammonitina, Phylloceratina и гетероморфов Ancyloceratina (Lytoceratina предположительно близка к Phylloceratina). Звездочки - яйца, показанные как пелагические у планктонных гетероморф и на шельфе или дистальной платформе у нектобентосных форм; штрихпунктирные стрелки указывают на пассивный дрейф, сплошные стрелки - на активную миграцию между жизненными циклами, а полые стрелки - на пищевое поведение и дневную миграцию. Некоторые плоскоспиральные аммониты с модифицированной жилой камерой (слева) могли иметь продолжительную пелагическую стадию (? месяц), за которой, возможно, следовали нектобентосная стадия. Самцы (микроконхи) и самки (макроконхи) вероятно часть своей жизни проводили раздельно

# Образ жизни (экологические группировки)



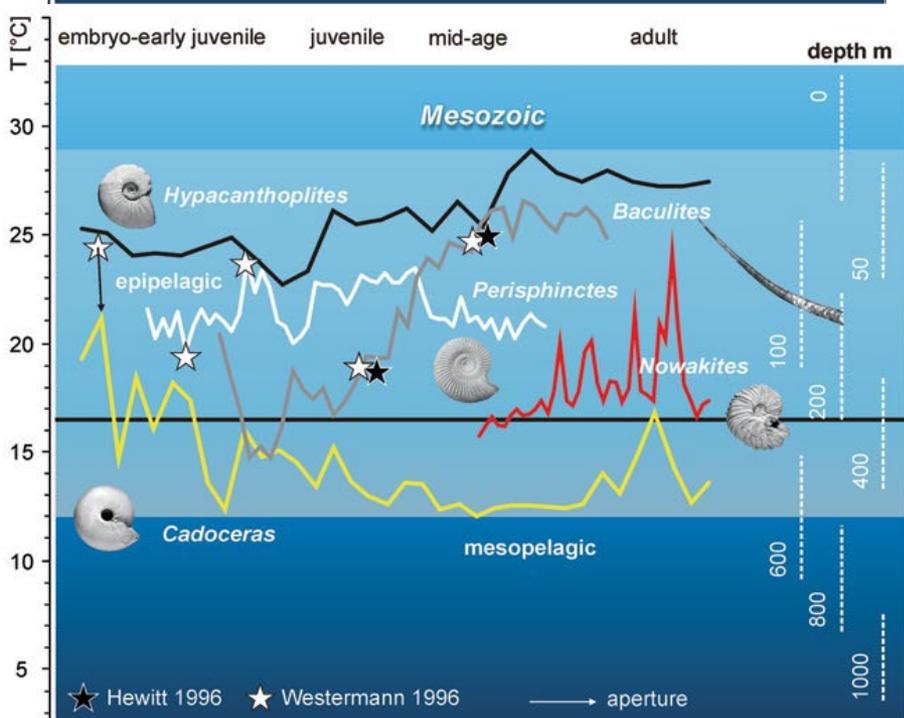
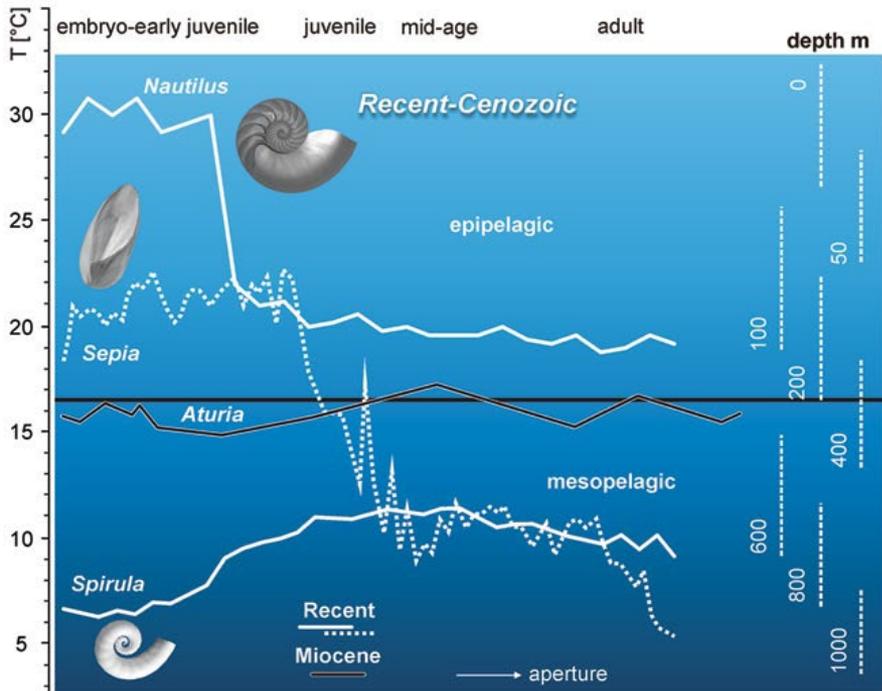
Предполагаемый образ жизни некоторых готерив-аптских раннемеловых аммонитов Крыма (Барабошкин, Энсон, 2003)

# Образ жизни (экологические группировки)



Реконструкция глубин обитания некоторых альбских аммонитов в эпиконтинентальном бассейне Русской плиты, построенная на основе расчета индексов прочности (Барабошкин, Никульшин, 2006):

1 - *Anadesmoceras*, 2 - *Cleoniceras*, 4 - *Arcthoplites*, 3 - *Dimophoplites*,  
5 - *Pseudosonneratia*, 6 – *Cymahoplites*, 7 - *Hoplites*



# Образ жизни

- Онтогенез *Nautilus*, *Sepia*, *Spirula* и кайнозойской *Aturia* (вверху)
- Онтогенетические миграции *Baculites*, *Cadoceras*, *Hypacanthoplites*, *Nowakites*, *Perisphinctes* (внизу)
- Кривые температуры вод основаны на  $\delta^{18}\text{O}$  и распределении головоногих моллюсков по сравнению с *Nautilus*, *Sepia*, *Spirula*, *Aturia* и мезозойскими *Perisphinctes* и *Baculites*
- Максимальные глубины на основе сифонального индекса (SiSI) по Hewitt (1996, черные звезды) и Westermann (1996, белые звезды) в тех же цветах для температурных кривых (Lukeneder, 2015)