

На правах рукописи



ИГОЛЬНИКОВ Александр Евгеньевич

**БЕРРИАССКИЕ (РЯЗАНСКИЕ) АММОНИТЫ
(КРАСПЕДИТИДЫ И ФИЛЛОЦЕРАТИДЫ)
СЕВЕРА ВОСТОЧНОЙ СИБИРИ:
МОРФОЛОГИЯ, СИСТЕМАТИКА И
БИОСТРАТИГРАФИЧЕСКИЕ ВЫВОДЫ**

25.00.02 – палеонтология и стратиграфия

АВТОРЕФЕРАТ
диссертации на соискание ученой степени
кандидата геолого-минералогических наук

Новосибирск – 2019

Работа выполнена в Федеральном государственном бюджетном учреждении науки Институте нефтегазовой геологии и геофизики им. А.А. Трофимука Сибирского отделения Российской академии наук

Научный руководитель:

Шурыгин Борис Николаевич,
доктор геолого-минералогических наук,
профессор, член-корреспондент РАН.

Официальные оппоненты:

Аркадьев Владимир Владимирович,
доктор геолого-минералогических наук, профессор кафедры осадочной геологии Института наук о земле ФГБОУ ВО Санкт-Петербургского государственного университета;

Митта Василий Вингерович,
доктор геолого-минералогических наук, ведущий научный сотрудник лаборатории моллюсков ФГБУН Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН.

Ведущая организация:

ФГБУН Институт геологии алмаза и благородных металлов СО РАН (г. Якутск).

Защита состоится 29 октября 2019 г. в 10:00 час. на заседании диссертационного совета Д 003.068.01 на базе ФГБУН Института нефтегазовой геологии и геофизики им. А.А. Трофимука СО РАН (ИНГГ СО РАН), в конференц-зале.

Отзыв в двух экземплярах, оформленный в соответствии с требованиями Минобрнауки России (см. вклейку), просим направлять по адресу:
630090, г. Новосибирск, просп. Акад. Коптюга, 3,
факс (383) 330-28-07,
e-mail: ObutOT@ipgg.sbras.ru

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке и на официальном сайте ИНГГ СО РАН
<http://www.ipgg.sbras.ru/tu/education/committee/igolnikov2019>
Автореферат разослан 06 сентября 2019 г.

Ученый секретарь
диссертационного совета
Д 003.068.01, к.г.-м.н.

Обут
Ольга Тимофеевна

ВВЕДЕНИЕ

Объектом исследования являются аммониты рязанского регионаряуса севера Восточной Сибири.

Актуальность исследований. В последнее десятилетие возрос интерес к освоению российского сектора Арктики. Активно проводятся работы по исследованию ресурсной базы арктического шельфа, в первую очередь на нефть и газ. Наличие в северо-сибирских разрезах возрастных и фациальных аналогов баженовской свиты и ачимовских песчаников (верхняя волга – низы валанжина) – основных нефтеносных отложений Западной Сибири, позволяют считать, что эти отложения продолжаются и на шельфе моря Лаптевых.

Общеизвестно, что для успешного проведения геологоразведочных работ необходима надежная стратиграфическая основа. В этой связи трудно переоценить значение аммонитов из семейства Craspeditidae, на родах и видах которого основана зональная стратиграфия верхневолжских и рязанских отложений. Наиболее детальная зональная/подзональная аммонитовая шкала рязанского регионаряуса для Сибири была предложена С.Н. Алексеевым еще в 80-х годах прошлого века. Появление новых палеонтологических данных по разрезам Сибири и смежных территорий требуют корректировки данной шкалы, которая до сих пор не подвергалась ревизии и без изменений внесена в первоначальный вариант бореального стандарта от 1997г. С учетом перспектив расширения геологоразведочных работ на шельфе моря Лаптевых и арктическом побережье диссертант посвятил свою работу изучению краспeditид и филлоцератид, а также уточнению зональной стратиграфической шкалы рязанского регионаряуса Сибири.

Цель исследования. Ревизия зональной (и субзональной) аммонитовой шкалы рязанского регионаряуса севера Восточной Сибири и выявление новых корреляционных интервалов на основе монографического изучения краспeditид и филлоцератид.

Задачи исследования:

1) Анализ распределения аммонитов в ключевых разрезах рязанского регионаряуса севера Восточной Сибири.

2) Совершенствование представлений о системе таксонов родовой и видовой групп семейства Craspeditidae (отряд Ammonitida), прежде всего рода *Borealites*, и сопутствующих им аммонитов из семейств Boreophylloceratidae и Yukagiritidae (отряд Phylloceratida), прежде всего рода *Boreophylloceras*, с учетом особенностей морфологии их раковин, онто- и филогенеза.

3) Анализ хорологии бореальных таксонов родовой группы по fazam рязанского века.

4) Совершенствование зональной и подзональной аммонитовой шкалы рязанского регионаряуса Сибири.

Материал и методика исследований. Основная часть коллекции с п-ва Нордвик собрана при участии автора в сезоны 2009 и 2014 гг., а также М.А. Роговым (2003 г.), В.А. Мариновым (2007 г.) и А.С. Алифировым (2011 г.). Использованы коллекции аммонитов, собранные в течение 30 лет сотрудниками ИГиГ СО АН СССР (1960-90х годах) В.А. Захаровым, Б.Н. Шурыгиным, Ю.И. Богомоловым и др. на р. Боярка (басс. р. Хета) (Рисунок 1). Коллекция рязанских аммонитов с р. Боярка также была любезно дополнена М.А. Роговым сборами 2014 г. Привлекались образцы, собранные автором и М.А. Мариновым на р. Попигай в (2003 г.), а также, для сравнения, коллекция рязанских аммонитов, собранная автором и А.С. Алифировым на рр. Толья, Маурынья и Яны-Манья (Северный Урал, 2007 г.). В целом авторская коллекция составляет около 700 экземпляров аммонитов. В музеях ВСЕГЕИ, Горного университета, ВНИГРИ, СНИИГГиМС автором изучались коллекции аммонитов С.Н. Никитина, Н.А. Богословского, В.И. Бодылевского, Н.И. Шульгиной, И.Г. Сазоновой, М.С. Месежникова, С.Н. Алексеева, И.Г. Климовой из типовых разрезов Русской платформы, Северного и Приполярного Урала, а также севера Сибири (рр. Хета, Боярка, п-ов Нордвик).

При послойных сборах аммонитов из разрезов особенное внимание уделялось точной привязке (по возможности с точностью до 5-10 см) образцов к подошве или кровле слоя, необходимое для выявления закономерностей стратиграфического распределения аммонитов и последующего установления корреляционных уровней и интервалов.

Монографическое изучение раковин аммонитов проводилось классическим сравнительно-морфологическим методом. Для исследования начальных элементов раковины *Boreophylloceras* С.Ю. Тесаковым (ИНГГ СО РАН) был изготовлен медиальный аншлиф. Подавляющая часть коллекции аммонитов сфотографирована автором.

Зщищаемые положения

1) Род *Borealites* (Craspeditidae) целесообразно рассматривать в составе трех подродов – *Borealites* s. str., *Ronkinites* и *Pseudocraspedites*. Представители *Borealites* s. str. распространены в зонах *Praetollia maynci* и *Hectoroceras kochi*. Представители подродов *Ronkinites* и *Pseudocraspedites* появляются со второй половины зоны *Hectoroceras kochi*, отличаются от *Borealites* s. str. более ранним возникновением трехветвистых пучков ребер имея при этом либо относительно невысокий коэффициент ветвления (*Ronkinites*), либо повышенный (*Pseudocraspedites*). Последние представители подродов *Ronkinites* и *Pseudocraspedites* исчезают в верхах

зоны *Surites analogus* и низах зоны *Bojarkia mesezhnikowi*.

2) Род *Boreophylloceras* (Boreophylloceratidae) распространен в пределах всего рязанского регионаряуса Сибири и характеризуется нарастающим вверх по разрезу разнообразием видов. В характеристику ассоциаций аммонитов Северо-Сибирской провинции Арктической области Панбореальной биогеографической надобласти включены широко распространенные здесь филлоцератиды (семейства Boreophylloceratidae, Yukagiritidae).

3) Зона *Chetaites sibiricus* в зональной аммонитовой шкале рязанского регионаряуса Сибири заменена на зону *Praetollia maynisi* с сохранением тождества их стратиграфического объема. Смена вида-индекса зоны с учетом широкого географического распротранения *Praetollia* позволяет повысить корреляционный потенциал данной шкалы. Доказано, что традиционное подзональное деление рязанского регионаряуса на севере Сибири подлежит корректировке из-за отсутствия смыкаемости многих подзон.

4) Предложенная параллельная вспомогательная шкала из слоев с аммонитами охватывает весь рязанский регионаряус: пять слоев выделяется по филогенетически связанным между собой видам рода *Borealites*, а шестой – по бореофиллоцератидам. Представители рода *Borealites* широко распространены в Панбореальной надобласти, что доказывается результатами хорологического анализа аммонитов по каждой фазе рязанского века. Шкала, основанная на последовательности их видов, весьма эффективна для внутри- и межрегиональных корреляций.

Научная новизна и личный вклад автора. Уточнены диагнозы, объемы, таксономический вес признаков, а также особенности стратиграфического распространения таксонов аммонитов видового, подродового и родового рангов из семейств Craspeditidae, Boreophylloceratidae и Yukagiritidae в рязанском регионаряусе Сибири. Ревизовано и описано: 7 родов, 5 подродов и 21 вид (12 в бинарной и 9 в открытой номенклатуре), из них пять новых видов: *Craspedites sachsi* Igolnikov, 2012; *Borealites* (*Borealites*) *schulginae* Igolnikov, 2014; *Borealites* (*Pseudocraspedites*) *compressus* Igolnikov, 2014; *Boreophylloceras* *densicostatum* Igolnikov, 2007; *Boreophylloceras* *subtile* sp. nov. На основе анализа новых данных доказана целесообразность рассмотрения рода *Borealites* в составе трех подродов – *Borealites* s. str., *Ronkinites* и *Pseudocraspedites*. Впервые подробно изучено явление диморфизма/полиморфизма для рязанских краспедитид и филлоцератид, на примере представителей родов *Borealites*, *Hectoroceras* и *Boreophylloceras*. Впервые представители родов *Borealites* и *Boreophylloceras* активно использованы для расчленения и корреляции

рязанского региояруса Сибири. Предложена вспомогательная параллельная шкала из шести слоев с аммонитами, где пять из них основаны на филогенетически связанных между собой видах рода *Borealites*, а шестой выделен по бореофиллоцератидам. Ревизована существующая аммонитовая шкала: заменен вид-индекс базальной рязанской зоны *Chetaites sibiricus* на *Praetollia maynici*, а зоны предложено не подразделять на подзоны, ввиду их слабой обоснованности. Существенно дополнена таксономическая характеристика рязанских аммонитов п-ва Нордвик. Выполнено детальное описание обн. 31 на п-ве Нордвик, начиная с границы волжского/рязанского региоярусов, что позволило значительно уточнить его корреляцию с обн. 32 и 33. Существенно дополнены сведения по историческому развитию сибирских филлоцератид. Впервые рассмотрена динамика хорологии аммонитов Панбorealной надобласти по каждой фазе рязанского века на родовом уровне.

Теоретическая и практическая значимость. Результаты исследований имеют теоретическое значение в области познания эволюции биоразнообразия аммонитов – ортостратиграфической группы фауны для юры и мела, расширяют представления о полиморфизме раковин ископаемых цефалопод и особенностях хорологии бореальных аммонитов в рязанском веке. Разработанные биостратиграфические шкалы дополняют региональные стратиграфические схемы нижнемеловых отложений Сибири, обеспечивая более точные корреляции разрезов удаленных территорий. Полученные данные могут быть использованы в решении биостратиграфических задач при поисковых работах на нефть и газ в рязанских отложениях на территории Сибири и шельфа Арктики.

Степень достоверности и апробация работы. Достоверность результатов подтверждается большим объемом фактического материала, детальной привязкой образцов к разрезам, использованием обширного корпуса всей известной литературы по данному вопросу и апробацией полученных данных в публикациях и докладах на научных конференциях всероссийского и международного уровня. По теме диссертации опубликовано 27 работ, из них 6 в рецензируемых журналах (5 из списка ВАК – Палеонтологический журнал, Геология и геофизика), 14 работ (4 статьи и 10 кратких сообщений) написаны без соавторов. Результаты докладывались на Международной научной студенческой конференции "Студент и научно-технический прогресс" (г. Новосибирск, 2003), Сибирской международной конференции молодых ученых по наукам о Земле (г. Новосибирск, 2004), Международном симпозиуме "Эволюция жизни на Земле" (г. Томск, 2005), Всероссийских совещаниях "Меловая система России и ближнего Зарубежья" (г. Саратов, 2006; г. Новосибирск,

2008; г. Ульяновск, 2010; г. Феодосия, 2016), Всероссийской молодежной научной конференции “Трофимуковские чтения” (г. Новосибирск, 2007), Всероссийских совещаниях “Современные проблемы изучения головоногих моллюсков” (г. Москва, 2009; 2015), Международном симпозиуме “Cretaceous ecosystems and their responses to paleoenvironmental changes in Asia and the Western Pacific. IGCP Project 608” (г. Новосибирск, 2016).

Структура работы. Диссертация состоит из введения, трех глав, заключения и приложения, изложенных на 217 страницах, иллюстрирована 37 рисунками и 23 фототаблицами. Список цитируемой литературы включает 183 наименований из них 52 иностранные работы.

Работа выполнена в лаборатории палеонтологии и стратиграфии мезозоя и кайнозоя Института нефтегазовой геологии и геофизики им. А.А. Трофимука СО РАН.

Работа выполнялась при поддержке грантов Мин. Обр. № Е 02-9.0-20, ВМТК № 1737, РФФИ 12-05-00453, РФФИ 16-05-20508, проектов НШ-1569.2003.5, НШ-628.2006.5, IGCP 608 и программ РАН 15, 17, 21, 25.

Благодарности. Автор искренне благодарен своему научному консультанту д.г.-м.н. С.В. Мелединой и научному руководителю чл.-корр. РАН, профессору Б.Н. Шурыгину за советы, дискуссии и всестороннюю поддержку в процессе написания работы. Особую признательность автор выражает В.А. Захарову, как своему первому научному руководителю. Исследования нижнего мела Сибири как на полевой стадии, так и в лаборатории проводились совместно с О.С. Дзюба, А.С. Алифировым, В.А. Мариновым, О.С. Урман, постоянные консультации с которыми сыграли большую роль для получения многих результатов диссертации. Понимание ряда вопросов систематики амонтоидей, общих вопросов стратиграфии и палеобиогеографии сформировалось в процессе обсуждения их с Ю.И. Богомоловым, В.Г. Князевым, В.В. Митта, Е.Ю. Барабошкиным, И.А. Михайловой, А.Г. Константиновым, Е.С. Соболевым, Р.В. Кутыгиным, Б.Л. Никитенко, Н.К. Лебедевой, Е.Б. Пещевицкой и Л.А. Глинских, консультаций которых были конструктивными и чрезвычайно полезными. Отдельно благодарю М.А. Рогова за ценные консультации, доступ к обширной литературе, а также за любезно переданные им многочисленные экземпляры рязанских амонитов из разрезов рр. Боярка, Попигай, Малая Романиха, п-ва Нордвик. Большая помощь в изучении коллекции И.Г. Климовой, хранящейся в СНИИГГиМС, была оказана А.Н. Алейниковым. Огромная польза была вынесена из обсуждений и консультаций по общим вопросам литологии и седиментологии с Л.Г. Вакуленко, П.А. Яном, А.Ю. Нехаевым и В.В. Благовидовым. Большую благодарность автор выражает

А.Н. Фомину, В.И. Москвину, С.В. Рыжковой, О.В. Золотовой, О.В. Елишевой за ценные советы и конструктивный обмен мнениями по нефтяной геологии и биостратиграфии Западной Сибири, а также за совместные экспедиции за керновым материалом. Всем перечисленным коллегам автор искренне и глубоко признателен.

Автор отдельно выражает глубокую благодарность и признательность своей маме Т.М. Мустакимовой, не перестававшей верить и поддерживать.

ГЛАВА 1. ПАЛЕОНОЛОГИЧЕСКАЯ ЧАСТЬ

1.1 Развитие взглядов на систематику *Craspeditidae* Spath, 1924

История изучения краспедитид насчитывает без малого 200 лет. До конца XIX века виды, относимые ныне к обсуждаемому семейству, фигурировали под родовыми названиями *Ammonites* или *Olcostephanus*. В составе рода *Olcostephanus* А.П. Павловым [Pavlow, Lamplugh, 1892] был обособлен подрод *Craspedites*. Позднее *Craspedites* стали рассматривать как род, послуживший типовым для выделенного Л. Спэтом [Spath, 1924] семейства *Craspeditidae*. Основной характерной чертой семейства, по Л. Спэту, является упрощенная лопастная линия с многочисленными элементами, а для предложенных подсемейств – *Craspeditinae*, *Tolliinae*, *Garniericeratinae* – общий габитус раковины [Spath, 1952]. В дальнейшем вопросы систематики краспедитид освещались и критически переосмысливались многими авторами, как зарубежными, так и отечественными [Treatise..., 1957; Основы..., 1958; Donovan, 1964; Jeletzky, 1966; Сазонова 1971, 1977; Casey, 1973; Алексеев, 1984; Шульгина, 1985; и др.] Наиболее обоснованная система семейства *Craspeditidae* Spath принадлежит, на наш взгляд, Н.И. Шульгиной [1985], поскольку она была разработана с использованием онтогенетического подхода в изучении лопастных линий, скульптуры и формы раковин. Главным признаком, характеризующим семейство, Н.И. Шульгина считала лопастную линию с многочисленными слабо расчлененными элементами, имеющей не менее 6-7 умбрикальных лопастей. Подсемейства (*Craspeditinae* Spath; *Tolliinae* Spath; *Garniericeratinae* Spath) обособлялись по расхождениям в развитии лопастных линий, начиная с четвертого оборота. Установленный С.Н. Алексеевым единый принцип развития лопастных линий у краспедитид и полиптихитид позволил, совместно с Н.И. Шульгиной, еще раз пересмотреть систематику этих таксонов [Алексеев, Шульгина, 1990]. Семейство *Craspeditidae* Spath было понижено в ранге до подсемейства и, согласно правилу приоритета, помещено в состав *Polyptychitidae* Wedekind, 1918, а выделявшиеся ранее подсемейства *Tolliinae* Spath и *Garniericeratinae* Spath утратили смысл. Подобный взгляд сложился и у

зарубежных авторов [Donovan et al., 1981; Wright et al., 1996].

В настоящее время изучением краспeditид занимаются В.В. Митта, М.А. Рогов, А.С. Алифиров, Д.Н. Киселев, а также автор. Следует заметить, что все перечисленные исследователи придерживаются традиционных взглядов на систематическое положение обсуждаемой группы и рассматривают его как самостоятельное семейство. На данный момент автор воздерживается от, во многом дискуссионного, подразделения краспeditид на подсемейства, поскольку основной задачей работы стояла ревизия таксонов более низкого ранга. Автором принимается систематика семейства, в основном соответствующая представлениям Н.И. Шульгиной [1985].

1.2. История изучения семейств

Boreophylloceratidae Alekseev et Repin, 1998 и Yukagiritidae Repin, 1998

Вплоть до 1990-х годов редкие работы касались изучения сибирских филлоцератид [Воронец, 1962; Друщиц, Кнорина, 1980; Друщиц, Догужаева, 1981]. Особенности внутреннего строения boreальных позднерязанских “*Phyllopachyceras*”, отмеченные предыдущими исследователями, и проведенное изучение онтогенеза лопастной линии, позволили А.С. Алексееву и Ю.С. Репину выделить новый род *Boreophylloceras* Alekseev et Repin, 1998 с одноименными надсемейством и семейством. В состав надсемейства Boreophyllocerataceae также было включено новое семейство Yukagiritidae Repin, 1998, недавно дополненное новым родом *Anabaroceras* Repin, 2012 из верхнего валанжина р. Попигай [Репин, 2012]. Автором расширен состав рода *Boreophylloceras* (два новых вида), уточнено его стратиграфическое распространение, также удревнено появление рода *Anabaroceras* [Игольников, 2007; Игольников и др., 2016; Igolnikov et al., 2016].

1.3. Полиморфизм рязанских Craspeditidae и Boreophylloceratidae

Выделение диморфных пар у краспeditид связано со значительными трудностями: нет элементов, усложняющих устье; в онтогенезе сохраняется один габитус раковины; часто имеется значительный разброс конечных диаметров раковин – мелких, средних и крупных [Игольников, 2014а; Рогов, 2014]. Поэтому в нашем случае мы применяем более общий термин полиморфизм. Данное явление изучено на выборках видов *Hectoroceras kochi*, *Borealites (B.) schulginae* и *B. (Pseudocraspedites) compressus*. Внутри выборки первого и второго видов выделяется 3 размерные морфы (микро-, макро- и мегаконхи), а для третьего – две (микро- и макроконхи) [Игольников, 2014а; Игольников, 2015]. Границы морф становятся более четкими, если для их распознавания

привлечь характер скульптуры, финальное сближение перегородок и длину жилой камеры. При изучении бореофиллоцератид автор столкнулся с наиболее распространенным типом полиморфизма – размерным. Внутри выборки вида *B. subtile* sp. nov. имеются взрослые раковины, различающиеся по своим размерам более чем в 2 раза. Между крайними размерными морфами есть переходы, и четкую границу по конечному диаметру провести невозможно.

Автор полагает, что подобные морфотипы, как у краспедитид, так и у филлоцератид, следует рассматривать исключительно в рамках вида, внутри которого они выделяются, поскольку видоспецифические признаки у разноразмерных морф (особенности скульптуры и габитус раковины) остаются практически неизменными, а также отсутствует их стратиграфическое ранжирование.

С биологической точки зрения полиморфизм интерпретируется как сезонные группировки, хорошо изученные на современных головоногих моллюсках [Зуев, 1971].

1.4. Таксономическое значение морфологических признаков

1.4.1 Семейство Craspeditidae Spath, 1924

Для выделения родовых, подродовых и видовых категорий среди краспедитид решающее значение имеют особенности изменения скульптуры в онтогенезе; остальные характеристики раковины, как правило, несут вспомогательное значение [Шульгина, 1985]. Обобщение изученного материала и литературных данных показало, что основными среди “скульптурных” признаков родового и подродового ранга рязанских карспедитид являются характер изменения стадий ветвления ребер, длительность этих стадий (в первую очередь стадии двойного ветвления) и коэффициент ветвления (Рисунок 2). При разграничении видов на первое место выдвигаются относительные величины отдельных параметров раковин. Среди “скульптурных” признаков может иметь важное значение коэффициент ветвления. Реже, в качестве видовых признаков, учитываются продолжительность стадии двойного ветвления ребер и интенсивность их выгиба наентральной стороне.

1.4.2 Семейство Boreophylloceratidae Alekseev et Repin, 1998

Семейство характеризуется: очень крупными размерами начальных элементов раковины (протоконх $D_1=1,14-1,54$ мм, цекум, аммонителла $D_{амн}=2,24-2,9$ мм); вентрально-краевым положением сифона с самого начала фрагмокона; проходниками септальными трубками, начиная с третьей перегородки; зрелой восемилопастной филлоидной линией, появляющейся с третьей перегородки. Диагностическими

признаками рода *Boreophylloceras* являются: такие же как и у семейства начальные элементы раковины; раковина средней толщины, с очень узким неизмеримым умбиликусом; скульптура в виде тончайших струек на фрагмоконе раковины, а на жилой камере в виде коротких рельефных ребер на округлойentralной стороне. К видовым признакам относятся частота расположения ребер и относительные параметры раковины.

1.5. Методика и терминология

При описании аммонитов была использована стандартная методика и терминология, разработанная Г.А. Крымгольцем [1960] и В.Е. Руженцевым [Основы..., 1962] а при описании начальных элементов раковины филлоцератид – терминология, предложенная В.В. Друшцием и Л.А. Догужаевой [1981]. В работе используются элементы биометрического анализа: графики зависимости относительных параметров от диаметра, отображающие особенности онтогенетических трендов и поля признаков родовых и видовых таксонов, а также кластерный анализ, позволяющий оперировать группой признаков, при определении видового объема аммонитов (на примере выборки вида *Surites subanalogus*).

1.6. Систематическое описание аммонитов

Приводится описание аммонитов из рязанского регионаряса севера Восточной Сибири в соответствии с принятой системой:

Отряд Ammonitida

Семейство Craspeditidae Spath, 1924

Под Craspedites (Pavlow, 1892)

Craspedites sachsi Igolnikov, 2012

Под Praetollia Spath, 1952

Подрод *Praetollia* s. str.

Praetollia (Praetollia) maynci Spath, 1952

Praetollia (Praetollia) aff. contigua Spath, 1952

Подрод *Pachypraetollia* Alekseev, 1984

Praetollia (Pachypraetollia) cf. crassa Alekseev, 1984

Под *Hectoroceras* Spath, 1947

Hectoroceras kochi Spath, 1947

Под *Borealites* Klimova, 1969

Подрод *Borealites* s. str.

Borealites (Borealites) schulginae Igolnikov, 2014

Borealites (Borealites) antiquus (Jeletzky, 1973)

Borealites (Borealites) constans Alekseev, 1984

Borealites (Borealites) ex gr. constans Alekseev, 1984

- Borealites* (*Borealites*) aff. *radialis* Klimova, 1972
 Подрод *Pseudocraspedites* Casey, Mesezhnikow, Schulgina, 1977
Borealites (*Pseudocraspedites*) *anglicus* (Schulgina, 1972)
Borealites (*Pseudocraspedites*) *compressus* Igolnikov, 2014
 Подрод *Ronkinites* Schulgina, 1972
Borealites (*Ronkinites*) *rossicus* (Schulgina, 1972)
 Род *Surites* Sasonov, 1951
Surites subanalogus Schulgina, 1972
Surites ex gr. *analogus* (Bogoslovsky, 1895)
Surites aff. *praeanalogus* Alekseev, 1984
 Отряд Phylloceratida
 Надсемейство Boreophyllocerataceae Alekseev et Repin, 1998
 Семейство Boreophylloceratidae Alekseev et Repin, 1998
 Род *Boreophylloceras* Alekseev et Repin, 1998
Boreophylloceras densicostatum Igolnikov, 2007
Boreophylloceras subtile sp. nov.
Boreophylloceras cf. *praeinfundibulum* (Voronetz, 1962)
Boreophylloceras aff. *praeinfundibulum* (Voronetz, 1962)
 Семейство Yukagiritidae Repin, 1998
 Подсемейство Anabaroceratiniae Repin, 2012
 Род *Anabaroceras* Repin, 2012
Anabaroceras sp. ind.

В составе рода *Borealites* на основании установленных различий в характере скульптуры раковины на средних и внешних оборотах принимаются три подрода – *Borealites* s. str., *Pseudocraspedites*, *Ronkinites* [Игольников, 2014а]. Показано, что представители *Borealites* s. str. характеризуются относительно поздним появлением трехветвистых пучков ребер и небольшим коэффициентом ветвления (к.в.) на внешних оборотах раковины. Представители *Ronkinites* и *Pseudocraspedites* отличаются более ранним возникновением трехветвистых пучков ребер при сохранении относительно невысокого к.в. (*Ronkinites*), либо с повышенным к.в. (*Pseudocraspedites*). Расширен видовой состав этого рода – описаны новые виды *Borealites* (*B.*) *schulginae* Igolnikov, 2014 и *B. (Pseudocraspedites) compressus* Igolnikov, 2014. Вид *Surites subquadratus* Alekseev, 1984 рассматривается в качестве субъективного синонима вида *S. subanalogus* Schulgina, 1972 [Игольников, 2006а]. Ревизован род *Praetollia* Spath, 1952, в качестве его субъективного синонима рассматривается род *Preaurites* Mesezhnikov et Alekseev, 1983. Описаны представители подрода *Praetollia* (*Pachypraetollia*) из разрезов п-ва Нордвик и р. Маурынья (Северный Урал), что значительно расширило его ареал [Алифиров и др. 2008; Игольников, 2010; Дзюба и др., 2018].

Изучение рода *Hectoroceras* Spath, 1947 показало, что его видовой состав ограничивается типовым видом *Hectoroceras kochi*, а вид *Hectoroceras larwoodi* Casey, 1973 является его младшим субъективным синонимом [Игольников, 2015]. Детально описаны представители рода *Boreophylloceras* Alekseev et Repin, 1998, расширен его видовой состав (*B. densicostatum* Igolnikov, 2007; *B. subtile* sp. nov.) [Игольников, 2007].

ГЛАВА 2. БИОСТРАТИГРАФИЯ РЯЗАНСКОГО РЕГИОЯРУСА СИБИРИ

2.1 Номенклатура пограничных ярусов юрской и меловой систем и бореально-тетическая корреляция

В связи с установлением значительной позднеюрско-раннемеловой палеогеографической дифференциации морской фауны возникла необходимость выделения в Тетической и в Бореальной палеобиохориях параллельных ярусов – титонского-берриасского и волжского-берриасского (рязанский горизонт, бореальный берриас) (Рисунок 3). Существовало две основные точки зрения: сторонники первой подразумевали полное тождество объемов пограничных ярусов [Шульгина, 1985; Захаров, 1986; и др.], вторые считали, что верхневолжский подъярус должен относиться уже к меловой системе [Сазонова, Сазонов, 1984; Сей, Калачева, 1997; и др.] и согласно Постановлениям МСК [1997] волжский ярус был изъят из Общей стратиграфической шкалы. Новые комплексные исследования в юрско-меловом пограничном интервале разреза п-ва Нордвик показали, что граница юры и мела в тетических разрезах, приходится приблизительно на середину магнитозоны M19n, что соответствует средней части зоны *Craspedites taimyrensis* верхневолжского подъяруса в Панбореальной надобласти [Хоща и др., 2007; Брагин и др., 2013; Шурыгин, Дзюба, 2015]. Это послужило основанием для того, чтобы вновь поднять вопрос об использовании в ОСШ волжского и рязанского регионарных ярусов в качестве полноценных ярусов [Захаров, Рогов, 2013; Барабошкин и др., 2013 и др.].

2.2 Развитие представлений о зональном подразделении рязанского регионаруса севера Восточной Сибири по аммонитам

Развитие взглядов в графическом виде отображено на рисунке 4. Время показало, что основные зональные подразделения рязанского регионаруса, окончательно оформленные в конце 1960-х годов [Сакс, Шульгина, 1969], являются очень надежными и проверены несколькими поколениями исследователей. Возможность установления нового биостратона зонального уровня уже маловероятно, а все дальнейшие изменения в аммонитовой шкале могут быть связаны в первую очередь с

уточнением границ биостратонов и с обоснованием их субзонального подразделения.

2.3 Важнейшие разрезы рязанского регионаряуса на севере Восточной Сибири

Приводится описание разрезов на р. Боярка, п-ове Нордвик, р. Хета и распределение в них аммонитов (Рисунок 5).

2.4 Биостратиграфические подразделения рязанского регионаряуса севера Восточной Сибири

Приведено описание биостратиграфических подразделений согласно Стратиграфическому кодексу России [2006]. В целях уточнения и повышения корреляционного потенциала зональной аммонитовой шкалы рязанского регионаряуса Сибири и бореального зонального стандарта изменена номенклатура базальной аммонитовой зоны рязанского регионаряуса – вид-индекс *Chetaites sibiricus* заменен на *Praetollia maynci* при полном сохранении стратиграфического объема зоны. Показано, что распространенное подзональное деление рязанского регионаряуса Сибири С.Н. Алексеева [1984] подлежит корректировке, так как из-за отсутствия смыкаемости многих подзон, их биостратиграфический статус явно завышен. Приводится обоснование новой вспомогательной параллельной шкалы, состоящей из шести номинальных слоев с аммонитами, несущих большой корреляционный потенциал; пять из них основаны на филогенетически связанных между собой видам рода *Borealites*, а шестой выделен по бореофиллоцератидам (Рисунок 4).

ГЛАВА 3. ОСОБЕННОСТИ ХОРОЛОГИИ РЯЗАНСКИХ АММОНИТОВ

Проведено изучение хорологии отдельных таксонов родовой группы рязанских аммонитов. Принимается палеобиогеографическая интерпретация, предложенная Н.И. Шульгиной [1985] и В.А. Захаровым и др. [2003] – разделение Панбореальной надобласти на Арктическую и Бореально-Атлантическую области, и в составе первой из них различать 3 провинции. Уточняется таксономическая характеристика Северо-Сибирской провинции Арктической области за счет включения в нее филлоцератид из семейств *Boreophylloceratidae* и *Yukagiritidae*, которые ранее не привлекались для обоснования биохорий. Показывается динамика поэтапного изменения родовых ассоциаций Панбореальной надобласти от начала и до конца рязанского века (Рисунки 6 – 10). Подобный пофазовый хорологический анализ выполнен впервые.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Итоги проведенных автором исследований заключаются в следующем:

1. Монографически изучены аммониты из семейств Craspeditidae, Boreophylloceratidae и Yukagiritidae, среди которых описано: 7 родов, 5 подродов и 21 вид (12 в бинарной и 9 в открытой номенклатуре), из них пять новых видов. Наиболее детально рассмотрены роды *Borealites* Klim., 1969 (Craspeditidae) и *Boreophylloceras* Repin et Aleks., 1998 (Boreophylloceratidae). Для рода *Borealites* показана справедливость разделения его на три подрода – *Borealites* s. str., *Ronkinites* и *Pseudocraspedites* – по тенденции появления на все более ранних стадиях онтогенеза тройных пучков ребер и увеличения коэффициента ветвления ребер на взрослых раковинах. Для рода *Boreophylloceras* впервые установлено его распространение в пределах всего рязанского регионаряуса Сибири, а также показаны морфологические особенности видов из отдельных частей регионаряуса и нарастающее вверх по разрезу их разнообразие.

2. Впервые подробно разобрана проблема полиморфизма рязанских краспедитид и филлоцератид. Автор полагает, что подобные морфотипы следует рассматривать исключительно в рамках вида, внутри которого они выделяются. Поскольку видоспецифические признаки у разноразмерных морф (особенности скульптуры и габитус раковины) остаются практически неизменными, а также отсутствует их стратиграфическое ранжирование. Описанный полиморфизм как у краспедитид, так и у бореофиллоцератид автор склонен интерпретировать как проявление морфологических особенностей сезонных группировок, которые хорошо изучены на современных головоногих моллюсках.

3. Внесены предложения по уточнению существующей аммонитовой зональной шкалы рязанского регионаряуса Сибири, где зона *Chetaites sibiricus* заменена на зону *Praetollia maynci*. Такой шаг имеет ряд преимуществ: аммониты рода *Praetollia* Spath имеют практически циркумполярное распространение; достаточно часто встречаются в разрезах; уточнен их стратиграфический интервал распространения (с основания рязанского регионаряуса – вплоть до низов зоны *Hestogoceras kochi*); род хорошо идентифицируются даже по отпечаткам раковин. Показано, что распространенное подзональное деление рязанского регионаряуса Сибири С.Н. Алексеева [1984] подлежит корректировке, так как из-за отсутствия смыкаемости многих подзон, их биостратиграфический статус явно завышен.

4. Разработана шкала из шести номинальных слоев с аммонитами, охватывающая весь рязанский регионаряус. Пять слоев выделяется по

филогенетически связанным между собой видам рода *Borealites*, а шестой – по бореофиллоцератидам: слои с *Borealites (Borealites) schulginae* Igol., соответствующие зоне *Praetollia maynci*; слои с *B. (B.) aff. radialis* Klim., соответствующие нижней четверти зоны *Hectoroceras kochi*; слои с *B.(B.) antiquus* Jeletz., занимающие вторую четверть зоны *Hectoroceras kochi*; слои с *B. (B.) constans* Aleks., по объему соответствующие третьей четверти зоны *Hectoroceras kochi*; слои с *B. (Pseudocraspedites) compressus - B. (P.) anglicus*, занимающие последнюю четверть зоны *Hectoroceras kochi* и всю зону *Surites analogus*; слои с *Boreophylloceras praeinfundibulum*, перекрывающие слои с *Borealites (Pseudocraspedites) compressus - B. (P.) anglicus*, соответствующие зоне *Bojarkia mesezhnikowi*. Выделенные слои могут быть прослежены как внутри региона, так и за его пределами.

5. Автором впервые выполнен пофазовый хорологический анализ аммонитов в Панбoreальной надобласти, что отразило динамику поэтапного изменения родовой ассоциации биохории от начала и до конца рязанского века. Уточнена таксономическая характеристика Северо-Сибирской провинции Арктической области за счет включения в нее филлоцератид из семейств *Boreophylloceratidae* и *Yukagiritidae*, которые ранее не привлекались для обоснования биохорий.

Время показало, что возможность установления нового биостратона зонального уровня уже маловероятно, а все дальнейшие изменения в аммонитовой шкале могут быть связаны в первую очередь с уточнением границ биостратонов и с обоснованием их субзонального подразделения. В этой связи не утрачивают своего значения дальнейшие монографические исследования – основа всех биостратиграфических и палеобиогеографических построений. Так, в ближайшей перспективе стоит более детальное изучение рода *Praetollia* на основе многочисленной коллекции с п-ва Нордвик; требует дополнительных монографических исследований род *Surites*. Ожидает изучения, имеющиеся в распоряжении автора, богатые коллекции рязанских аммонитов, собранные коллегами на р. Оленек и в низовьях р. Лена.

ОСНОВНЫЕ ПУБЛИКАЦИИ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

Статьи в изданиях, входящих в перечень рецензируемых научных изданий, в которых должны быть опубликованы основные научные результаты диссертаций

Игольников, А.Е. Новый вид рода *Boreophylloceras* Alekseev et Repin, 1998 (аммониты) из зоны *kochi* берриаса севера Средней Сибири / А.Е. Игольников // Палеонт. журн. – 2007. – № 2. – С. 15 – 18.

Игольников, А.Е. *Craspedites (Vitaliites?) sachsi* - новый вид

аммонита из бореального берриаса севера Восточной Сибири (полуостров Нордвик) / А.Е. Игольников // Палеонтол. журн. – 2012а. – № 1. – С. 15 – 17.

Игольников, А.Е. Новые виды рода *Borealites* Klimova (Ammonitida, Craspeditidae) из бореального берриаса Сибири / А.Е. Игольников // Палеонт. журн. – 2014а. – № 3. – С. 40 – 48.

Маринов, В.А. Биостратиграфия и условия формирования нижнего мела Малохетского структурно-фаунистического района (Западная Сибирь) / В.А. Маринов, О.Н. Злобина, **А.Е. Игольников**, Н.К. Могучева, О.С. Урман // Геология и геофизика. – 2015. – Т. 56. – № 10. – С. 1842 – 1853.

Дзюба, О.С. Разрез Маурынья как ключевой для приграничных юрско-меловых отложений мелководно-морского генезиса в Западной Сибири / О.С. Дзюба, Е.Б. Пещевицкая, О.С. Урман, Б.Н. Шурыгин, А.С. Алифиров, **А.Е. Игольников**, И.Н. Косенко // Геология и геофизика. – 2018. – Т. 59, № 7. – С. 1072 – 1102.

Работы, опубликованные в других изданиях

Игольников, А.Е. Изменения в аммонитовой зональной шкале бореального берриаса Северной Сибири / А.Е. Игольников // Вторая Сибирская международная конференция молодых ученых по наукам о Земле: тез. докл. – 2004. – С. 79 – 80.

Игольников, А.Е. Ревизия вида *Surites (Caseyiceras) subanalogus* Schulgina, 1972 и стратиграфические выводы / А.Е. Игольников // Новости палеонт. и страт. – 2006а. – вып. 9. – С. 97 – 103.

Игольников, А.Е. Зональная шкала бореального берриаса Сибири (современное состояние, актуальные проблемы) / А.Е. Игольников // Меловая система России и ближнего Зарубежья: проблемы стратиграфии и палеогеографии: матер. третьего всерос. совещ. – 2006б. – С. 75 – 77.

Игольников, А.Е. Волжско-берриасские аммониты Приполярного Урала (р. Маурынья, бассейн р. Толья); предварительные результаты полевого сезона 2007 / А.Е. Игольников, А.С. Алифиров // Трофимуковские чтения-2007: Тр. науч. конф. молодых ученых, аспирантов, студентов. – 2007. – С. 68 – 71.

Алифиров, А.С. Новые находки волжских и берриасских аммонитов из яновстанской свиты севера Западной Сибири / А.С. Алифиров, **А.Е. Игольников** // Юрская система России: проблемы стратиграфии и палеогеографии: матер. второго всерос. совещ. Ярославль: ЯГПУ, 2007. – С. 7 – 9.

Игольников, А.Е. Скульптура родов *Hectoroceras* Spath, 1947 и *Shulginites* Casey, 1973 (аммониты) и ее таксономическое значение / А.Е. Игольников // Меловая система России и ближнего зарубежья:

проблемы стратиграфии и палеогеографии: матер. четвертого всерос. совещ. – 2008. – С. 92 – 95.

Алифиров, А.С. Аммониты и строение разреза волжско-берриасских отложений р. Маурынья (Приполярный Урал): новые данные / А.С. Алифиров, А.Е. Игольников, О.С. Дзюба // Меловая система России и ближнего зарубежья: проблемы стратиграфии и палеогеографии: матер. Четвертого всерос. совещ. – Новосибирск: СО РАН, 2008. – С. 20 – 23.

Игольников, А.Е. Некоторые проблемы систематики берриасских *Craspeditidae* Spath (*Ammonoidea*) / А.Е. Игольников // Современные проблемы изучения головоногих моллюсков. Морфология, систематика, эволюция, экология и биостратиграфия. – 2009. – С. 80 – 82.

Игольников, А.Е. Новые находки аммонитов из берриаса п-ова Нордвик / А.Е. Игольников // Меловая система России и ближнего зарубежья: проблемы стратиграфии и палеогеографии: матер. пятого всерос. совещ. – 2010. – С. 163 – 165.

Рогов, М.А. Новые данные по биостратиграфии пограничных слоев юры и мела нижнего течения р. Лены (Якутия) / М.А. Рогов, В.А. Захаров, В.Б. Ершова, А.Е. Игольников // Меловая система России и ближнего зарубежья: проблемы стратиграфии и палеогеографии: матер. пятого всерос. совещ. – 2010. – С. 287 – 291.

Игольников, А.Е. Роль рода *Borealites* для зонального расчленения бореального берриаса Сибири / А.Е. Игольников // Меловая система России и ближнего зарубежья: проблемы стратиграфии и палеогеографии: матер. VI всерос. совещ. – 2012б. – С. 140 – 144.

Игольников, А.Е. О подзональном делении берриаса Сибири / А.Е. Игольников // Меловая система России и ближнего зарубежья: проблемы стратиграфии и палеогеографии: матер. седьмого всерос. совещ. с международным участием. – 2014б. – С. 132 – 135.

Игольников, А.Е. Полиморфизм берриасских краспедитид Сибири / А.Е. Игольников // Современные проблемы изучения головоногих моллюсков. Морфология, систематика, эволюция, экология и биостратиграфия: матер. совещ. – 2015. – Вып. 4. – С. 126 – 128.

Игольников, А.Е. Рязанские аммониты п-ва Нордвик / А.Е. Игольников, М.А. Рогов, А.С. Алифиров // Меловая система России и ближнего зарубежья: проблемы стратиграфии и палеогеографии: матер. восьмого всерос. совещ. – 2016. – С. 131 – 133.

Igolnikov, A.E. Ryazanian (Boreal Berriasian) ammonite succession of the Nordvik section (Russian Arctic): Revision and new data / A.E. Igolnikov, M.A. Rogov, A.S. Alifirov // Cretaceous ecosystems and their responses to paleoenvironmental changes in Asia and the Western Pacific. – Novosibirsk: IPGG SB RAS, 2016. – P. 89 – 92.

Технический редактор Т.С. Курганова

Подписано в печать 23.05.2019

Формат 60x84/16. Бумага офсет №1. Гарнитура Таймс
Печ.л. 0,9. Тираж 120. Зак. № 184

ИНГГ СО РАН, 630090, Новосибирск, просп. Акад. Коптюга, 3

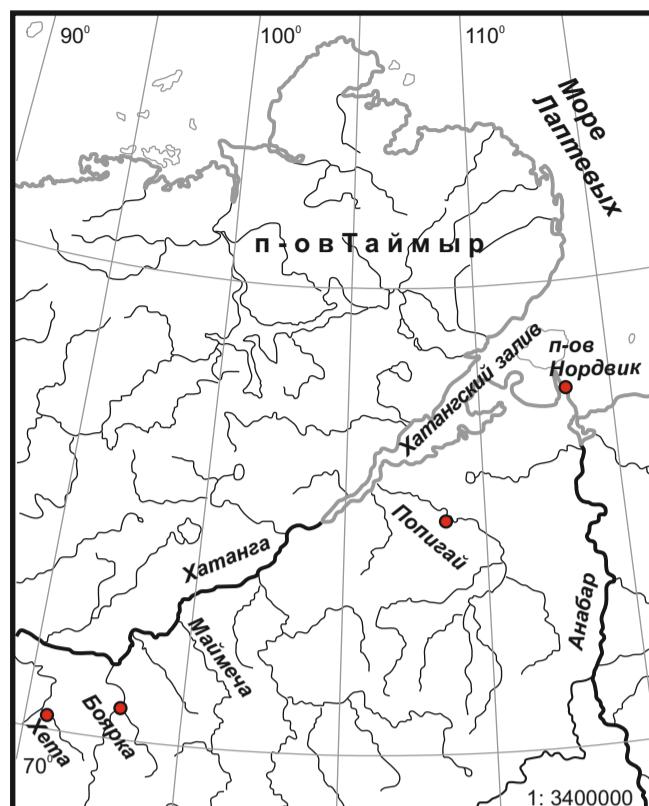


Рисунок 1 – Карта расположения изученных разрезов рязанского регионаряуса

Род, подрод, морфа	Стадия двойного ветвления (Д, мм)	Коэффициент ветвления	Выгиб ребер на вентральной стороне	Сглаж. ребер на вентральной стороне	Дифференциация ребер	У/Д, %	Т/Д, %	В/Д, %
<i>Borealites</i> s. str.: а) <i>Borealites</i> s. l. б) <i>Pseudocrasp.</i> в) <i>Ronkinites</i>	а) 30-45 б) 25-35 в) 30-35	а) 2,5-5 б) 4,5-7 в) 2,5-3	а) слаб.-умер. б) слаб.-умер. в) слаб.	нет	а) умер.-сильн. б) сильн. в) слаб.-умер.	а) 24-34 б) 28-34 в) 30-37	а) 30-38 б) 29-36 в) 34-40	а) 35-42 б) 37-40 в) 34-40
<i>Surites</i>	50-90	2	умер.-сильн.	нет	нет-слаб.	26-42	27-45	32-40
<i>Praetollia</i> s. str.: а) <i>Praetollia</i> s. l. б) <i>Pachypraetollia</i> в) <i>Runctonia</i>	а) 35-60 б) 40-45 в) ?	а) 2-2,5 б) 3 в) 2,5-3	а) нет-слаб. б) нет в) умер.	а) нет б) нет в) слаб.	а) нет б) слаб. в) нет	а) 18-26 б) 22-27 в) 20-23	а) 35-41 б) 39-44 в) 28-33	а) 36-48 б) 38-46 в) 44-46
<i>Hectoroceras kochi</i> а) m б) M в) Mg	а) 55-105 б) 80-105 в) 100	а) 2-2,5 б) 2,5 в) 3-3,5	нет	сильн.	нет	9-14	18-24	49-55

Рисунок 2 – Таблица характерных признаков изученных родов и подродов краспедитид

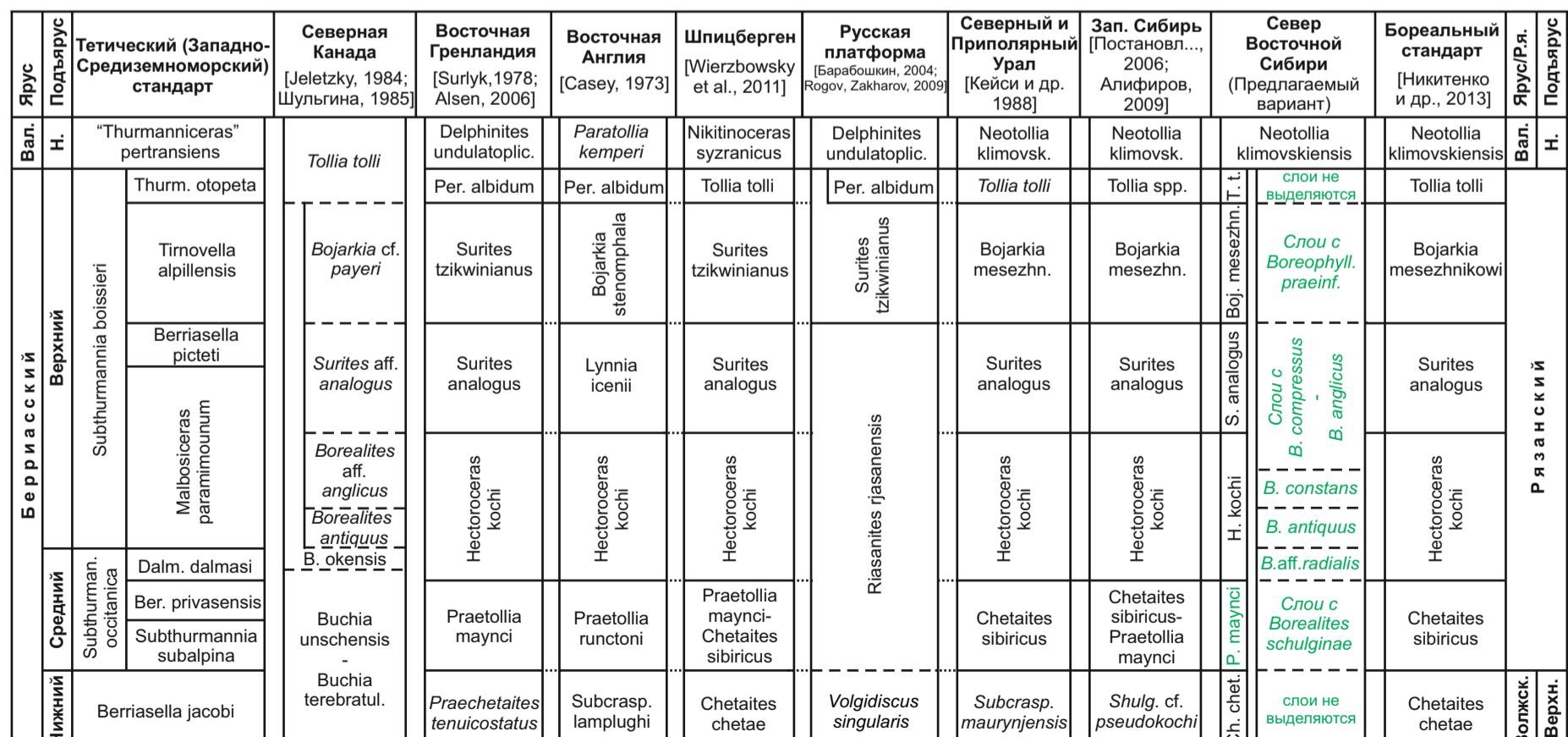


Рисунок 3 – Схема биостратиграфического расчленения и сопоставления рязанского регионаряса в Панбореальной надобласти и за ее пределами по аммонитам. Цветом отмечены предлагаемые изменения в шкале: курсив – слои с аммонитами

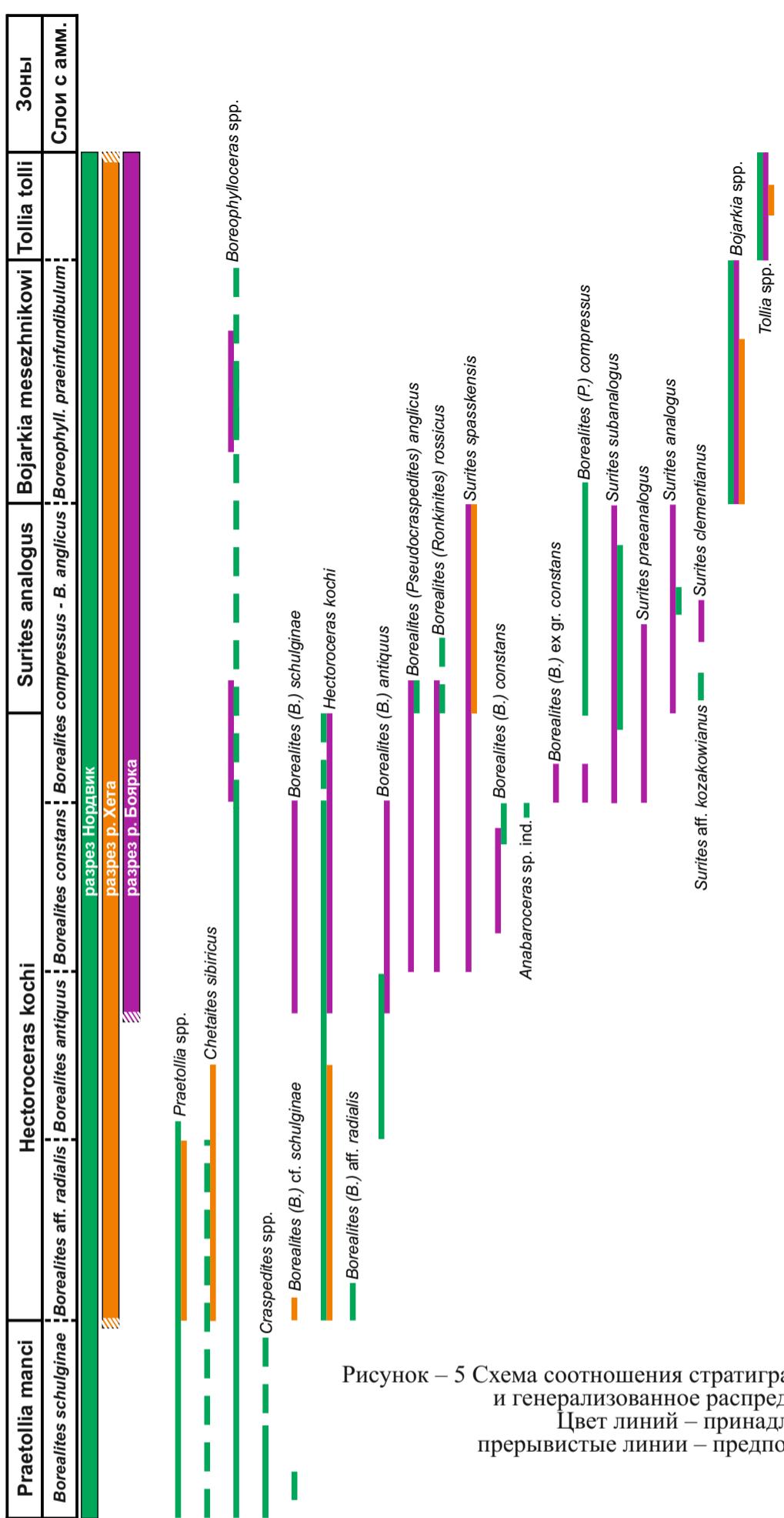
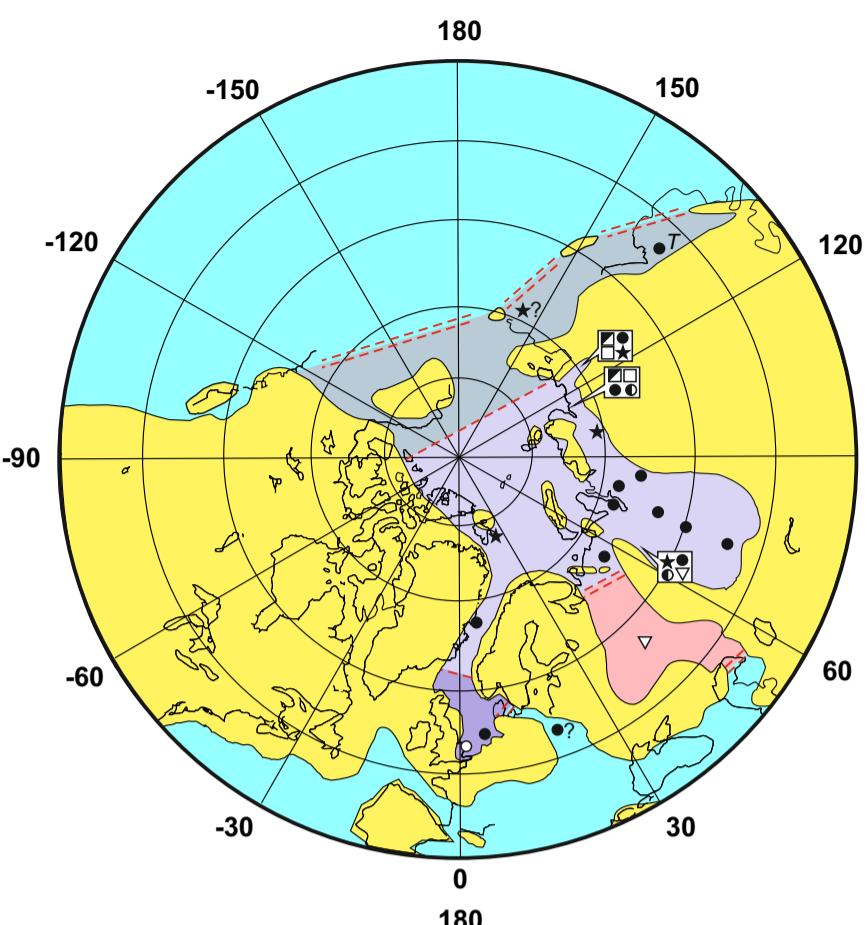


Рисунок – 5 Схема соотношения стратиграфических объемов изученных разрезов и генерализованное распределение в них аммонитов.

Цвет линий – принадлежность к разрезу;
прерывистые линии – предполагаемое распространение

Рисунок – 4 Развитие взглядов на строение аммонитовой шкалы рязанского регионаряса севера Восточной Сибири. Зеленым цветом отмечены новые биостратоны. Сокращения: П.я. – подъярус; Р.я. – регионаряс; *B.* – *Borealites*; *Bph. praef.* – *Boreophylloceras praefundibulum*



1) - *; 2) - •; 3) - ◦; 4) - ○; 5) - □; 6) - ■; 7) - ▨; 8) - △; 9) - □; 10) - ▲;
11) - *; 12) - •; 13) - ▽; 14) - +; 15) - ×; 16) - T; 17) - ■■■; 18) - □□□;
19) - □□□; 20) - □□□; 21) - □□□; 22) - □□□; 23) - ---; 24) - - -

Рисунок – 6 Распространение основных родов аммонитов в фазе *Praetollia maynci* в Панбorealной надобласти. Здесь и далее: палеогеографическая основа по Е.Ю. Барабошкину [2007] с незначительными изменениями; палеозоохории по Н.И. Шульгиной [1985] и В.А. Захарову и др. [2003]. Условные обозначения: 1) Chetaites; 2) *Praetollia* s.l.; 3) *Praetollia* (*Pachypraetollia*); 4) *Praetollia* (*Runctonia*); 5) *Borealites* s.l.; 6) B. (*Pseudocraspedites*); 7) B. (*Ronkinites*); 8) *Hectoroceras*; 9) *Boreophylloceras*; 10) *Surites*; 11) *Bojarkia*; 12) *Tollia*; 13) *Shulginites*; 14) *Peregrinoceras*; 15) *Lynnania*; 16) аммониты тетиического происхождения; 17) суши; 18) надобласть Тетис-Панталасса; Панбorealная надобласть: 19) Северо-Сибирская пров. Арктической обл.; 20) Североморская пров. Арктической обл.; 21) Чукотско-Арктическо-Канадская пров. Арктической обл.; 22) Бореально-Атлантическая обл.; 23) - границы надобластей и областей; 24) - границы провинций

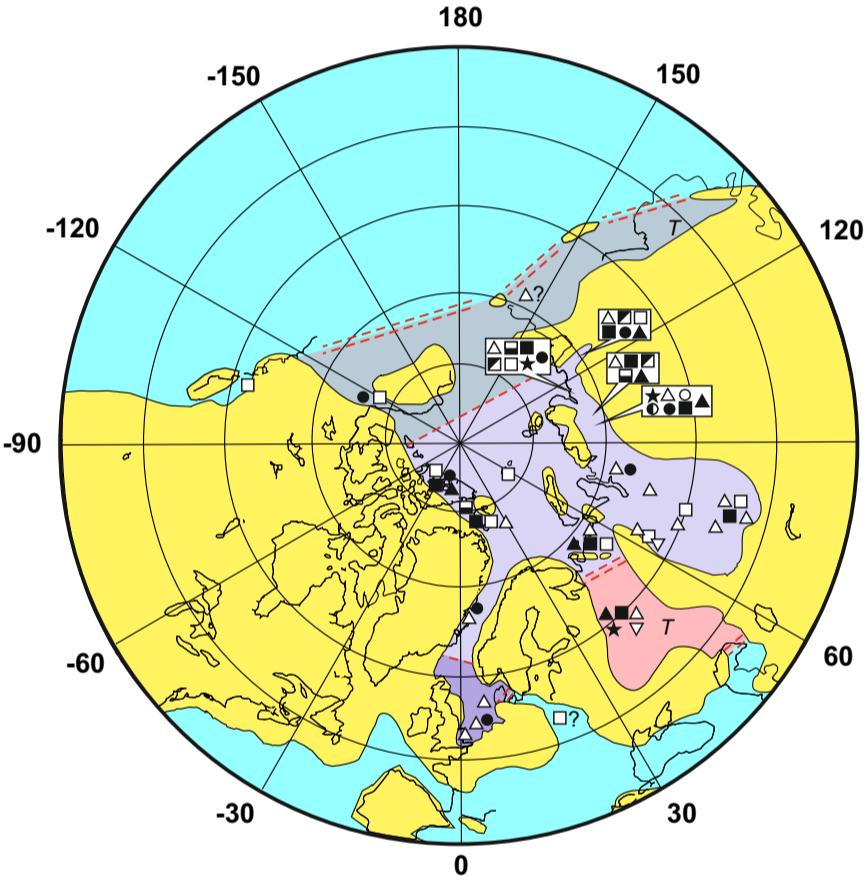


Рисунок – 7 Распространение основных родов аммонитов в фазе *Hectoroceras kochi* в Панбorealной надобласти.
Условные обозначения см. Рисунок – 6

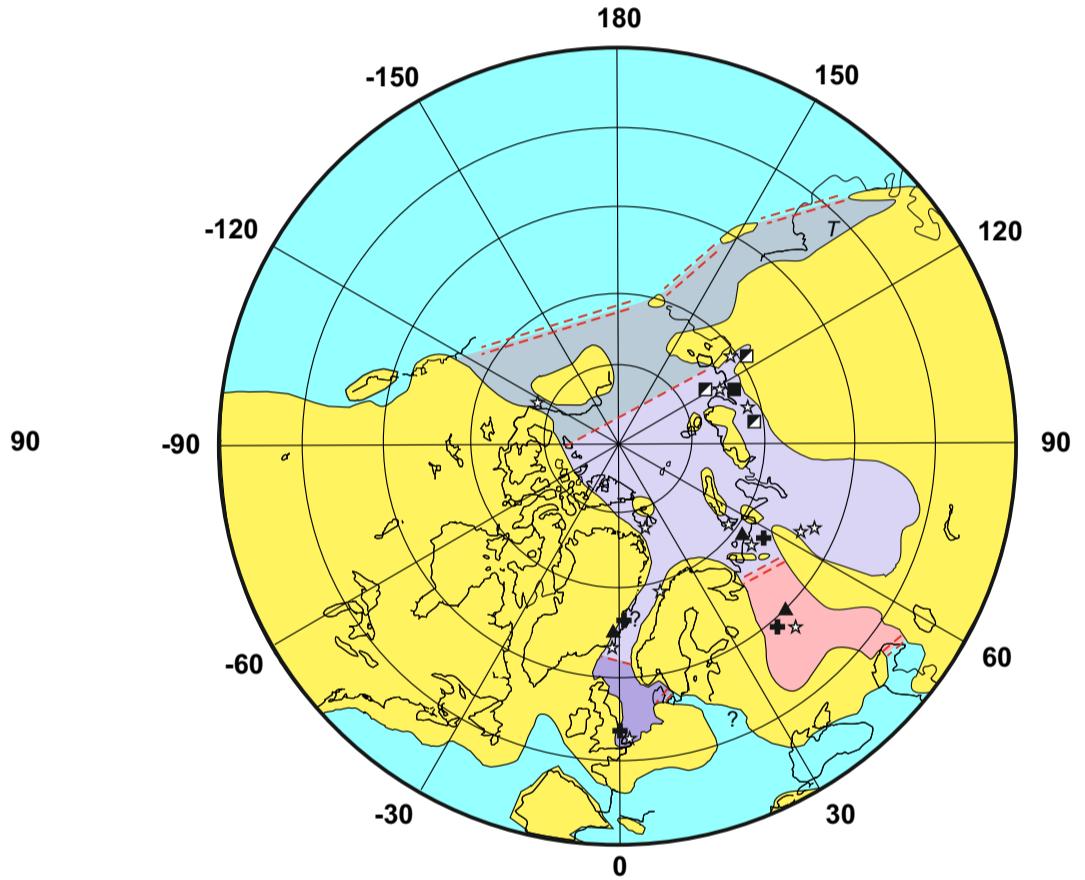


Рисунок – 9 Распространение основных родов аммонитов в фазе *Bojarkia mesezhnikowi* в Панбorealной надобласти.
Условные обозначения см. Рисунок – 6

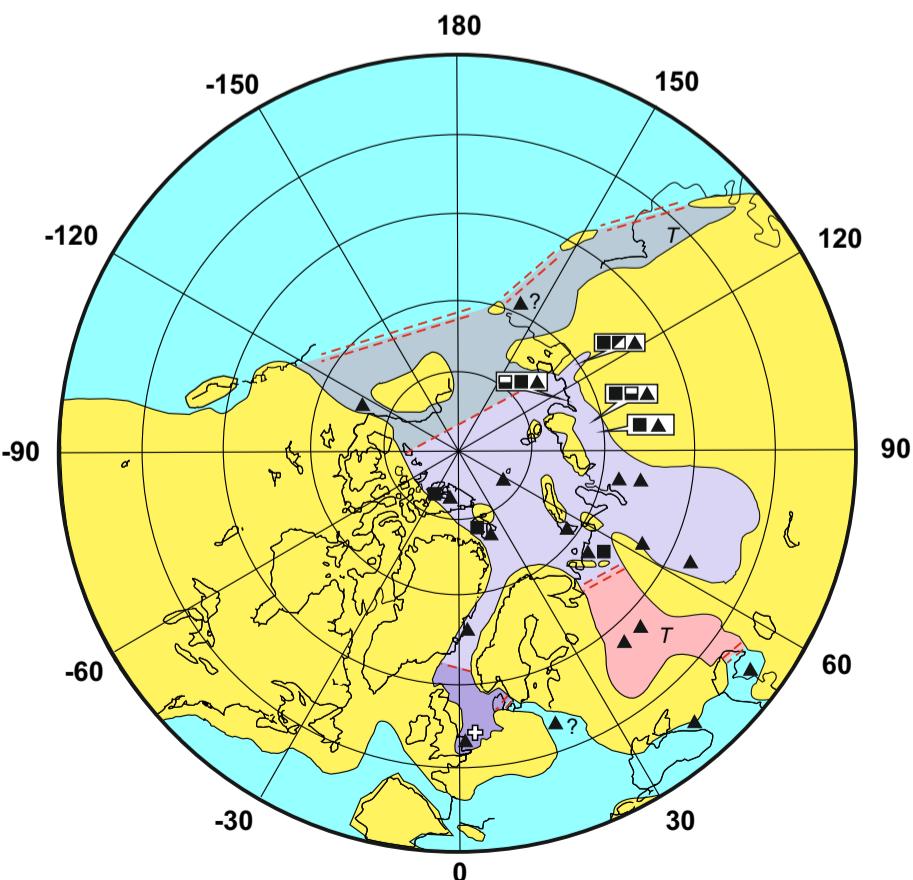


Рисунок – 8 Распространение основных родов аммонитов в фазе *Surites analogus* в Панбorealной надобласти.
Условные обозначения см. Рисунок – 6

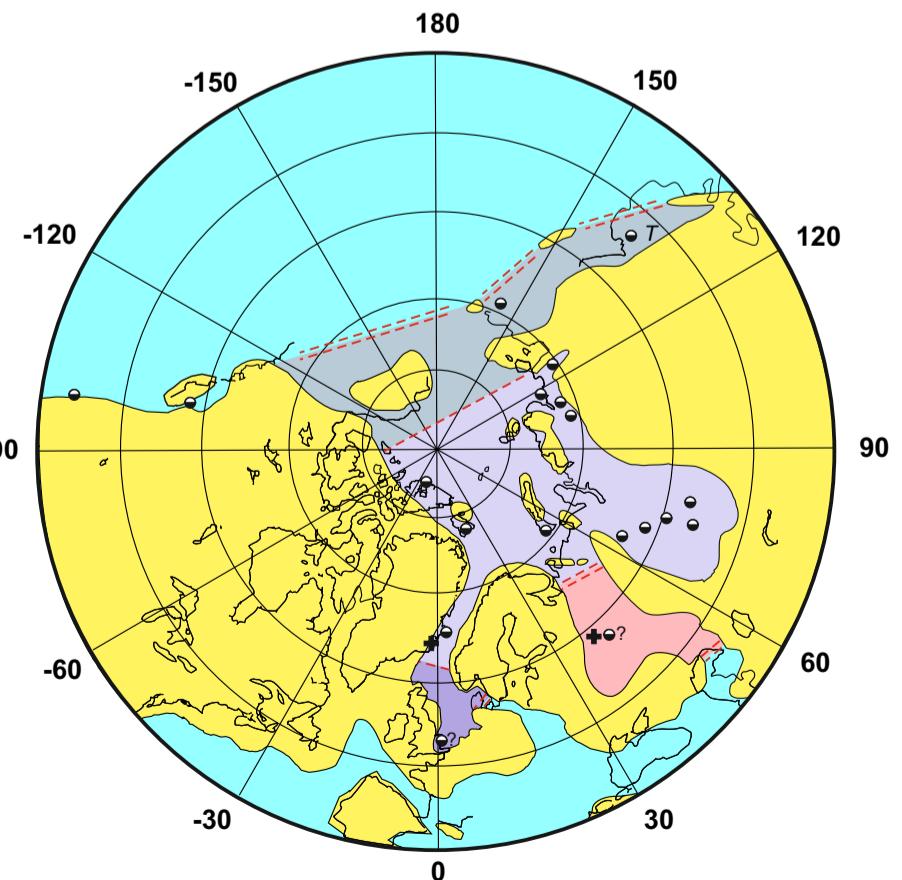


Рисунок – 10 Распространение основных родов аммонитов в фазе *Tollia tolli* в Панбorealной надобласти.
Условные обозначения см. Рисунок – 6