

На правах рукописи



ЛУТИКОВ Олег Анатольевич

**СТРАТИГРАФИЯ ТОАРСКИХ ОТЛОЖЕНИЙ ВОСТОЧНОЙ СИБИРИ И
СЕВЕРО-ВОСТОКА РОССИИ ПО ДВУСТВОРЧАТЫМ МОЛЛЮСКАМ
(СЕМЕЙСТВО ОХУТОМИДАЕ ИСHIKAWA, 1958)**

1.6.2 – палеонтология и стратиграфия

АВТОРЕФЕРАТ

диссертации на соискание ученой степени
кандидата геолого-минералогических наук

Москва - 2023

Работа выполнена в Федеральном государственном бюджетном учреждении науки
Геологический институт Российской Академии наук

Научный руководитель:

Захаров Виктор Александрович

профессор, доктор геолого-минералогических наук, заслуженный деятель науки РФ, главный научный сотрудник лаборатории стратиграфии фанерозоя Федерального государственного бюджетного учреждения науки Геологический институт Российской академии наук

Официальные оппоненты:

Митга Василий Вингерович

доктор геолого-минералогических наук, ведущий научный сотрудник лаборатории моллюсков Федерального государственного бюджетного учреждения науки Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка Российской академии наук

Косенко Игорь Николаевич

кандидат геолого-минералогических наук, старший научный сотрудник лаборатории палеонтологии и стратиграфии мезозоя и кайнозоя Федерального государственного бюджетного учреждения науки Институт нефтегазовой геологии и геофизики им. А.А. Трофимука Сибирского отделения Российской академии наук

Ведущая организация:

Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение высшего образования «Ярославский государственный педагогический университет им. К.Д. Ушинского»

Защита состоится 27 сентября 2023 года в 14 ч. 30 мин. на заседании диссертационного совета, созданного на базе ФГБУН Геологический институт Российской академии наук, в конференц-зале.

Отзыв в двух экземплярах, оформленный в соответствии с требованиями ВАК, просим направлять по адресу: 119017, г. Москва, Пыжевский пер., д. 7, стр. 1, ГИН РАН, факс (495) 951-04-43, e-mail: fillita@yahoo.com.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке ИГЕМ РАН, Москва, Старомонетный переулок, д. 35 и на официальном сайте ГИН РАН:

<http://ginras.ru/struct/20/10/files/Lutikov%20dissertation%202022.05.2023.pdf>

Автореферат разослан _____ 2023 года

Ученый секретарь
диссертационного совета



к.г.-м.н. Филимонова
Татьяна Валериевна

ВВЕДЕНИЕ

Объект исследований и предмет изучения. Объектом исследования диссертации являлись двустворчатые моллюски семейства *Oxytomidae* Ichikawa, 1958. Предметом изучения были пространственно - временные отношения тоарских отложений и пограничных интервалов - верхнего плинсбаха и аалена Восточной Сибири и Северо-Востока России, заключающие виды, относящиеся к одной филетической линии семейства *Oxytomidae*.

Актуальность работы. Сложность использования ниже-среднеюрских двустворчатых моллюсков в решении задач стратиграфии была обусловлена недостаточной степенью их изученности с применением современных методов (изучения морфогенеза внутренней морфологии и микроскульптуры раковин с использованием СЭМ). Региональная стратиграфическая схема нижней-средней юры Восточной Сибири, используемая до настоящего времени, принята более 40 лет назад (Новосибирск, 1978). Региональная стратиграфическая схема Северо-Востока России, принята более 20 лет назад (Санкт-Петербург, 2002). Обе схемы требуют модернизации в связи с накоплением новых сведений по палеонтологии и биостратиграфии, существенно меняющих изложенные в них представления о стратиграфических объемах как региональных, так и местных стратиграфических подразделений. Выполненные исследования по систематике двустворчатых моллюсков и предлагаемая зональная шкала по двустворчатым моллюскам будут существенным вкладом в детализацию стратиграфических схем нового поколения для нижней-средней юры Восточной Сибири и Северо-Востока России.

Цели исследований:

- ревизия системы двустворчатых моллюсков семейства *Oxytomidae* Ichikawa, 1958 (подсемейства *Oxytominae* Ichikawa, 1958);
- модернизация зональной шкалы по двустворчатым моллюскам применительно к тоарским отложениям Восточной Сибири и Северо-Востока России.

Задачи исследований:

- монографическое исследование тоар-ааленских таксонов семейства *Oxytomidae*;
- расчленение и корреляция разрезов тоара Восточной Сибири и Северо-Востока России на основе авторской зональной шкалы по двустворчатым моллюскам семейства *Oxytomidae*.

Фактический материал. В основу диссертации положены результаты работ по изучению разрезов нижней и средней юры Восточной Сибири и Северо-Востока России с 1980 по 1987 гг., проводившиеся в рамках темы «Ярусное расчленение систем фанерозоя Севера Сибири» во время моей работы в секторе стратиграфии и палеонтологии мезозоя Сибири СНИИГГиМС (Новосибирск) в составе комплексной группы. В целях определения стратиграфического объема сибирского тоара совместно с В.П. Девятовым (литология), В.Г. Князевым (аммониты) и В.В. Сапьяником (фораминиферы) были проведены полевые детальные литолого-стратиграфические исследования основных разрезов тоарских отложений Восточной Сибири и Северо-Востока России. В процессе работы над диссертацией привлекались материалы по скважинам, полученные в период с 1990 по 2009 гг. при выполнении автором хоздоговорных работ с ООО «Интергео» и СНИИГГиМС. Основным материалом для исследований являлись коллекции, собранные автором самостоятельно и с помощью коллег, в естественных выходах тоар-ааленских отложений Восточного Таймыра, Анабарской губы, рек Анабара, Моторчуны, Мархи, Вилюя, Келимяра, Кыры-Хос-Терюттях, Тюнга, Сянгююдэ, Молодо, притоков р. Левый Кедон, а также из керна разведочных скважин на территории междуречья Вилюя и Лены. База использованных в диссертации данных происходит из 4 разрезов Северо-Востока России, 11 разрезов и 4 участков разведочного бурения Восточной Сибири. Общее количество изученных выборок с двустворчатыми моллюсками из обнажений и скважин более 150. В

собственных коллекциях автора насчитывается более 2000 экземпляров окситомид, относящихся к родам *Meleagrinnella* Whitfield, 1885, *Arctotis* Bodylevsky, 1960 и *Oxytoma* Meek, 1864. Для уточнения систематической принадлежности и стратиграфического положения некоторых таксонов были изучены коллекции профессора Гернота Арпа (Гёттинген, Германия) и его коллег, собранные в естественных выходах тоара в разрезе Канала Людвига (5) и в карьере Аденштедт (6) в Германии, а также коллекции из районов Европейской части России, полученные во время работы в ГИН РАН (Москва) в период с 2020 по 2023 г. При проведении ревизии семейства *Oxytomidae* были изучены коллекции с различных стратиграфических уровней от верхнего триаса (норий) до нижнего мела (валанжин), хранящиеся в: ЦНИГР музее (Санкт-Петербург), музее Геохрон ИНГиГ (Новосибирск), Баварском государственном хранилище палеонтологических и геологических коллекций (Германия, Мюнхен), музее Г. Гольдфусса (Германия, Бонн), Национальном музее естественной истории Смитсоновского института (США, Вашингтон), Национальном музее естественной истории (Париж, Франция).

Научная новизна и личный вклад автора:

- разработан метод типизации замочного аппарата окситомид, применение которого позволило уточнить первичную авторскую классификацию и систематику окситомид (Лутиков, Шурыгин, 2010; Лутиков, Тёмкин, Шурыгин, 2010);
- модернизирована зональная шкала по двустворчатым моллюскам, основанная на филогенетической последовательности таксонов, относящихся к семейству *Oxytomidae*, которая состоит из впервые выделенных оксито-зон, имеющих стратотипы, и слоев с видами-индексами;
- на основе применения модернизированной зональной шкалы, детализировано предлагавшееся ранее расчленение тоар-ааленских толщ в ряде разрезов Восточной Сибири и Северо-Востока России (Князев и др., 1983, 1984, 1991, 2003; Решения, 2009) и уточнен стратиграфический объём некоторых свит.
- на основе выявленной непрерывной филетической последовательности окситомид на границе тоара и аалена в Восточной Сибири более точно фиксирована граница нижнего и среднего отделов юрской системы, проведенная между оксито-зонами *Arctotis similis* и *Arctotis tabagensis*;
- впервые доказана эффективность параллельной зональной шкалы, основанной на последовательности видов семейства *Oxytomidae*, для корреляции бореальных отложений тоара и пограничных с ним интервалов верхнего плинсбаха и аалена Восточной Сибири и Северо-Востока России.

Основные защищаемые положения:

1. На основании детальных сравнительно-морфологических исследований мезозойских двустворчатых моллюсков семейства *Oxytomidae* с использованием метода морфофункциональной типизации замочного аппарата уточнен состав родов *Meleagrinnella* и *Arctotis*. Род *Meleagrinnella* состоит из трех подродов (включая один новый), род *Arctotis* состоит из четырех подродов (включая один новый).
2. В соответствии с установленной в тоарских отложениях и пограничных с ними интервалах верхнего плинсбаха и аалена Восточной Сибири, Северо-Востока России и Германии хронологической последовательностью видов, принадлежащих родам *Meleagrinnella*, *Arctotis* и *Oxytoma*, разработан новый детальный вариант зональной шкалы тоара. Модернизированная зональная шкала тоара включает пять оксито-зон и одни параллельные слои с окситомидами. Пограничные интервалы верхнего плинсбаха и аалена включают одну оксито-зону и два биостратона в ранге слоев с окситомидами.

3. На основе прослеживания видов-индексов и зональных комплексов оксито-зон в разрезах Восточной Сибири, Северо-Востока России и Германии проведена оценка корреляционного потенциала шкалы. В позднеплинсбахских отложениях слои с окситомидами выделяются в пределах Арктической палеобиогеографической области. В раннетоарских отложениях две оксито-зоны фиксируются в пределах Панбореальной палеобиогеографической надобласти. В позднеоар-раннеааленских отложениях четыре оксито-зоны и два биостратона в ранге слоев с окситомидами фиксируются в пределах Арктической палеобиогеографической области.

Практическая значимость. Стратиграфические исследования автора включены в научно-производственные отчеты работ, выполнявшиеся в рамках научных тематических программ СНИИГГиМС во исполнение приказов Мингео СССР № 586 от 23.12.79 и № 146 от 21.03.78, постановлений Коллегий Мингео СССР № 45 от 19.02.77 и № 15 от 17.04.78 «Об усилении нефтегазопроисловых работ в Сибири и в связи с перспективностью на газ и нефть мезозойских отложений Восточной Сибири»; по договору со СНИИГГиМС в рамках Государственного контракта от 11.04.2007 № АВ-11-03/25 по базовому проекту 07-Н1-05 от 11.04.2007: «Осуществить генетический анализ осадочных бассейнов и разработать стратиграфические схемы фанерозоя нового поколения»; в рамках тем госзадания ГИН РАН и в рамках научного проекта № 21-55-15015 и являются вкладом в проект ФНИ № 0331-2019-0004. Исследования автора могут быть использованы при крупномасштабном картировании, при ведении разведочных работ, связанных с поисками нефти, газа и алмазов в нижней-средней юре Восточной Сибири.

Публикации и апробация. Результаты исследований опубликованы в 23-х работах, 8 из которых опубликованы в изданиях, индексируемых WoS/Scopus, а также в трех научно-производственных отчетах СНИИГГиМС (Князев и др., 1983а; Гольберт и др., 1985; Будников и др., 2009). Материалы исследований обсуждались на коллоквиуме по границе нижней-средней юры на северо-востоке Сибирской платформы в г. Ленинграде (2-3 марта 1988 г.) (Репин, 1991). Некоторые итоги исследований докладывались на научной конференции СНИИГГиМС в 1989 г., были представлены на III и VIII Всероссийских совещаниях «Юрская система России: проблемы стратиграфии и палеогеографии» в 2009 и 2020 гг. и на 8-м Международном конгрессе по Юрской системе в 2010 г. Большая часть результатов, вошедших в диссертацию, опубликована в журнале «Стратиграфия. Геологическая корреляция» (Лутиков, Тёмкин, Шурыгин, 2010; Лутиков, 2021; Лутиков и др., 2022; Лутиков, Арп, 2023а; Лутиков, Арп, 2023б).

Структура и объем работы. Диссертация изложена на 397 страницах и состоит из введения, 14 глав, заключения, списка использованных источников из 294 наименований (из них 93 на иностранных языках), списка рисунков, списка таблиц в тексте и 20 фототаблиц и их описаний; она проиллюстрирована 82 рисунками. При этом основная часть работы включает в себя 320 страниц текста и 25 страниц со списком литературы и 5 страниц со списком иллюстративного материала, а в приложения сведены фототаблицы и их описания.

Благодарности. При подготовке рукописи автор в разные годы получал значимые консультации по систематике двустворчатых моллюсков члена-корреспондента РАН, доктора г.-м. наук Б.Н. Шурыгина, кандидата г.-м. наук И.В. Полуботко. Большое значение при обобщении данных по стратиграфии и обсуждении методики исследований имели консультации с докторами г.-м. наук В.А. Басовым, А.В. Гольбертом, В.П. Девятовым, В.Г. Князевым, Ю.С. Репиным, М.А. Роговым, кандидатами г.-м. наук М.А. Алексеевым, И.В. Будниковым, В.С. Гриненко, Н.Г. Зверьковым, Р.В. Кутыгиным, В.В. Сапьяником, доктором наук Г. Арпом (Германия). Существенную помощь по сборам дополнительных коллекционных материалов, фотографированию обнажений и палеонтологических объектов оказали А.Н. Алейников, кандидат г.-м. наук А.С. Алифиров, А.П. Ипполитов, А.А. Мироненко, член-

корреспондент РАН, доктор г.-м. наук Б.Л. Никитенко, И.С. Павлухин, кандидат г.-м. наук Н.Н. Соболев, доктора наук Г. Хойманн (Германия), В. Вернер (Германия), М.С. Флоренс (США) и Г. Олешински (Германия). Всем специалистам автор выражает искреннюю благодарность. Особую благодарность выражаю научному руководителю профессору, доктору г.-м. наук В.А. Захарову за дискуссии в лаборатории стратиграфии фанерозоя ГИН РАН, редактирование ключевых разделов диссертации и многолетнюю передачу профессионального опыта и знаний.

ОСНОВНОЕ СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

1. ПРОБЛЕМЫ ЗОНАЛЬНОЙ СТРАТИГРАФИИ ТОАРСКОГО ЯРУСА ВОСТОЧНОЙ СИБИРИ И СЕВЕРО-ВОСТОКА РОССИИ

История изучения ниже- и среднеюрских отложений Восточной Сибири и Северо-Востока России характеризуется непостоянством представлений об объеме тоарского яруса. К проблемам зональной стратиграфии тоарского яруса относятся: обоснование нижней зоны тоара, проведение прямых корреляций со стратотипом ввиду эндемизма аммонитов в верхней части тоара, обоснование границы между тоаром и ааленом. Решение этих вопросов осложняется редкой встречаемостью аммонитов в тоарских отложениях Восточной Сибири. В ниже-среднеюрских отложениях широко распространены двустворчатые моллюски из подсемейства *Oxytomidae*. В диссертации представлены взгляды автора на зональную стратиграфию тоарского яруса по двустворчатым моллюскам семейства *Oxytomidae*.

2. ЗОНАЛЬНЫЕ ШКАЛЫ ТОАРСКИХ ОТЛОЖЕНИЙ СЕВЕРО-ВОСТОКА АЗИИ ПО ДВУСТВОРЧАТЫМ МОЛЛЮСКАМ

Исследования многочисленных разрезов Восточной Сибири и Северо-Востока СССР в XX в. показали, что последовательность комплексов ниже- и среднеюрских двустворчатых моллюсков на огромной территории достаточно хорошо выдержана. В 70-80-х годах XX в. были сконструированы первые автономные зональные шкалы (Решения..., 1978; Шурыгин, 1986). Созданные шкалы по двустворкам в дальнейшем неоднократно совершенствовались (Шурыгин, 1987а, 1987б; Nikitenko, Shurygin, 1994; Шурыгин и др., 1998; Зональная..., 1991; Полуботко, Репин, 1992, 1994; Репин, Полуботко, 1993, 1996, 2004; Шурыгин и др., 2000; 2001). Современные зональные шкалы по двустворкам (Репин, Полуботко, 2004; Шурыгин и др., 2011) построены на разных принципах и привязаны к разным аммонитовым шкалам. Поскольку ни одна из предлагавшихся в качестве Северо-Азиатского стандарта аммонитовых шкал (Захаров и др., 1997; Князев и др., 2003; Шурыгин и др., 2011; Репин, 2016) до сих пор не является общепринятой, шкалы по двустворкам могут быть увязаны между собой только через европейскую аммонитовую шкалу. В юрских и меловых отложениях широко распространены двустворчатые моллюски из подсемейства *Oxytomidae*. Это представители родов *Oxytoma*, *Meleagrinella* и *Arctotis*. В качестве параллельной шкалы биозонального расчленения тоарского яруса Восточной Сибири и Северо-Востока предлагается шкала, основанная на филогенетической последовательности видов, относящихся к родам *Meleagrinella* и *Arctotis* (семейство *Oxytomidae*).

3. ЭТАПЫ ИЗУЧЕНИЯ ОКСИТОМИД

Первый этап, предшествовавший систематизации окситомид (1753-1863 гг.), характеризуется первичным описанием таксонов на основе внешней морфологии раковин и созданием типологических классификаций. Юрские окситомиды, происходящие из юры Англии, Франции и Германии, преимущественно относились к современному роду *Avicula* Klein, 1753 и в меньшей степени к триасовому роду *Monotis* Bronn, 1830.

Второй этап изучения окситомид (1864-1957 гг.) характеризуется выделением подрода *Oxytoma* Meek, 1864 в составе рода *Pteria* Scopoli, 1777 (Meek and Hayden, 1864) и рода *Meleagrinella* (Whitfield, 1885). В этот период появилось множество работ с описанием

окситомид, однако родовая принадлежность их трактовалась систематиками по-разному. В этот же период возникли самые ранние описания окситомид, относящихся к роду *Arctotis*, на основе изучения экземпляров из средней юры Восточной Сибири, которые первоначально отождествлялись с родом *Hinnites* De France, 1831 (Lahusen, 1886).

Третий этап (1958 г. - ныне) характеризуется выделением подсемейства *Oxytominae* в составе семейства *Aviculopectinidae* Etheridge, 1892 (Ichikawa, 1958), выделением рода *Arctotis* (Бодылевский, 1960), в составе семейства *Monotidae* Fischer, 1887. В 1961 г. Л.Р. Кокс возвел подсемейство *Oxytominae* в ранг семейства *Oxytomidae* и рассматривал его в составе надсемейства *Pectinacea* (Сох, 1961). В 1966 г. В.А. Захаров впервые отнес род *Arctotis* к семейству *Oxytomidae* (Захаров, 1966). Изучение семейства *Oxytomidae* продолжается более 60 лет. В настоящее время объем семейства и его положение в системе Класса *Bivalvia* не является общепринятым – в состав семейства в существующих классификациях включено разное количество родов, само семейство относят либо к надсемейству *Pectinacea* Rafinesque, 1815 (Treatise..., 1969), либо к надсемейству *Oxytomoidea* Ichikawa, 1958 в составе гипотрида *Monotoidei* Waterhouse, 2001 (Carter et al., 2011), либо к надсемейству *Aviculopectinoidea* Meek et Hayden, 1864 (Невесская, 2013). В диссертации представлены взгляды автора на систематику двустворчатых моллюсков семейства *Oxytomidae*.

4. ПРОБЛЕМЫ ТАКСОНОМИИ ОКСИТОМИД

В современной литературе по стратиграфии тоара Восточной Сибири, Северо-Востока России, Дальнего Востока существуют описания таксонов, относящихся к семейству *Oxytomidae*, систематическое положение и стратиграфическое распространение которых понимается по-разному (Полевой атлас... 1968; Князев и др., 2003; Окунева, 2002; Атлас..., 2004; Лутиков, Шурыгин, 2010 и др.). Соответственно, использование этой группы двустворок для решения задач детальной стратиграфии очень ограничено.

5. МАТЕРИАЛ

5.1 Основной материал. Основным материалом для исследований являлись собственные коллекции автора, собранные в период с 1980 по 1987 гг. и в 2021 г. в естественных выходах тоар-ааленских отложений в береговых клифах Восточного Таймыра, Анабарской губы, по берегам рек Анабара, Моторчуны, Мархи, Вилюя, Келимыра притоков р. Левый Кедон. В процессе исследований также использовались коллекции, собранные коллегами по работе в естественных выходах по рекам Тюнг, Марха, Вилюй, Молодо, Сюнлюдэ и из керна скважин Тенкеляхского, Правобережного, Серки-Линденского и Отгурского участков разведочного бурения.

5.2 Дополнительный материал. Для уточнения систематической принадлежности и стратиграфического положения некоторых таксонов по фотографиям были изучены коллекции окситомид из естественных выходов тоара Германии, собранные Г. Арпом (Гёттинген, Германия) и коллекции Г. Мюнстера, хранящиеся в Баварском государственном хранилище палеонтологических и геологических коллекций (Германия, Мюнхен) и музее Г. Гольдфусса (Германия, Бонн), коллекции Р.П. Вайтфилда, хранящиеся в Национальном музее естественной истории Смитсоновского института (США, Вашингтон), коллекции М. Коссмана из Национального музея естественной истории (Париж, Франция). Для проведения ревизии семейства *Oxytomidae* были исследованы коллекции окситомид со стратиграфических уровней от верхнего триаса (норий) до нижнего мела (валанжин), хранящиеся в ЦНИГР музее им. академика Чернышева (Санкт-Петербург): А.А. Борисяка (байос, Донецкая область; келловой, Владимирская область), Н.С. Воронец (оксфорд, Дальний Восток), Е.В. Иванова (байос, Казахстан), М.В. Корчинской (норий, Шпицберген), И.И. Лагузена (келловой, Рязанская область), Г.Т. Петровой (Пчелинцевой) (валанжин, р. Анабар), В.Ф. Пчелинцева (тоар, Кавказ), И.В. Полуботко и Ю.С. Репина (геттанг-тоар, рр. Финиш, Бродная, Астрономическая, Старт,

Сатурн, Парень, Мунугуджак), Т.М. Окуновой (тоар, р. Газимур), Г.А. Иванова (бат, р. Лена), А.Г. Ржонницкого (тоар, р. Марха), С.С. Кузнецова (плинсбах, р. Тюннг). Были изучены коллекции, хранящиеся в музее Горного университета (Санкт-Петербург): В.И. Бодылевского (тоар, п-ов Юрюнг-Тумус; аален-байос, Нордвикская площадь), Г.А. Иванова (бат, р. Лена); коллекции, хранящиеся в кернохранилище Апрельевского филиала ВНИГНИ (Москва): Т.И. Кириной (тоар, рр. Виллой, Марха), Ю.С. Репина (байос, келловей, п-ов Магышлак), а также коллекции, хранящиеся в лаборатории палеонтологии и стратиграфии мезозоя и кайнозоя ИНГиГ СО РАН и в ЦСГМ (Новосибирск): В.А. Захарова (кимеридж-волжский ярус, рр. Левая Боярка, Каменная), Б.Н. Шурыгина (нижняя-средняя юра, п-ов Юрюнг-Тумус, Анабарская губа) и коллекции А.С. Турбиной, хранящиеся в кернохранилище СНИИГГиМС (Новосибирск) (кимеридж, скважина-1 Южно-Чулымской площади глубокого бурения).

6. МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ ФОССИЛИЙ

6.1. Полевые исследования. При описании разрезов в полевых условиях проводились литологические, тафономические и палеоэкологические наблюдения с целью определения автохтонности или аллохтонности захоронений, опознания ископаемых популяций в стратиграфических разрезах, предварительно определялась видовая и родовая принадлежность всех двустворчатых моллюсков. Образцы с двустворчатыми моллюсками привязывались к нижней границе слоев и относительно уровней находок аммоноидей по критерию «ниже-выше». Образцы с фоссилиями, полученные из керна скважин, привязывались к основанию слоев, установленных при описании разрезов, а в лабораторных условиях оценивались границами геологических тел (пачек) с помощью геофизических методов.

6.2 Таксономические исследования. На этапе первичной диагностики таксонов в составе семейства *Oxytomidae* рассматривались экземпляры, обладающие определенным набором морфологических признаков в соответствии с систематикой, принятой в «Трактате по палеонтологии беспозвоночных» (Treatise..., 1969). На втором этапе строилась классификация семейства, которая предусматривала три процедуры: 1) фоссилии изучались морфометрически по всем возможным морфологическим признакам; 2) без привлечения филогенетических гипотез оценивалась таксономическая значимость признаков методом апостериорного взвешивания, основанного на опыте оценки количества филетически значимой информации, содержащейся в признаке; 3) изученные экземпляры объединялись в видовые и надвидовые таксоны на основе таксономически значимых признаков; выводы о родственных связях делались на основании морфологического сходства гомологичных элементов. На третьем этапе строилась система семейства *Oxytomidae*. После изучения онтогенезов лигаментного и биссусного блоков в выборках из ископаемых популяций с учетом их хронологической последовательности были составлены хроноклины онтогенезов лигаментной ямки. Изменение формы лигаментной ямки было принято за основное звено развития окситомид. Последовательность преобразований лигаментного блока условно отождествлялась с последовательностью исторического развития семейства. Выводы о ранге таксонов делались на основе выявленных тенденций морфогенеза.

6.3 Методы изучения морфологии. В лабораторных условиях осуществлялись конструктивно-морфологические исследования окситомид: проводились измерения элементов морфологии, исследовались конструктивные особенности строения лигаментного и биссусного блока, проводились исследования онтогенетических изменений и анализ эволюционных трендов. Элементы замка *Meleagrinella* и *Arctotis*, связанные в основном с функционированием лигамента, рассматривались в составе лигаментного блока, а элементы, большей частью связанные с функционированием биссуса - в составе биссусного блока.

6.3.1. Зонирование раковин. С целью создания относительно точных понятий о морфологических элементах, применялось зонирование параллельной проекции створок на

плоскость с помощью геометрических фигур. Методом зонирования раковин были определены относительные границы морфологических элементов и проведена количественная оценка состояний признаков, используемых при описании таксонов.

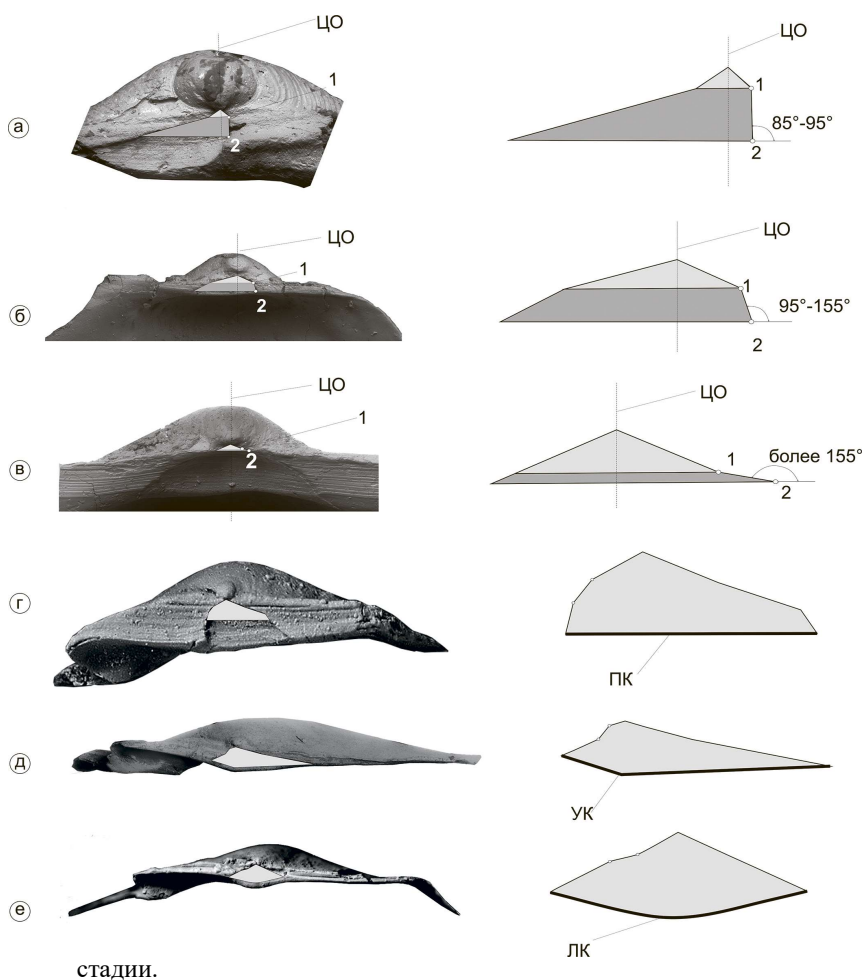
6.3.2. Типизация замочного аппарата окситомид. Метод заключается в установлении типовых признаков лигаментного блока для разных стадий онтогенеза, принимаемых для установления дискретности таксонов. Онтогенез лигаментного блока изучался как по линиям роста элементов замка, так и по сравнению очертаний элементов замочных структур сохранившихся на раковинах разного размера (от 2,5 мм) в выборках из ископаемых популяций.

Стадии онтогенеза лигаментной ямки. Для оценки индивидуальной, возрастной и эволюционной изменчивости морфологии замка у окситомид при изучении онтогенеза замка левых и правых створок эмпирически выделены пять стадий развития лигаментной ямки. *Непационическая стадия* охватывает личиночный период развития раковины (продиссоконх) до появления характерных признаков взрослой особи. Устройство зубного аппарата на этой стадии принципиально отличается от строения лигаментного блока на всех последующих стадиях (Malchus, 2004). *Постэмбриональная стадия* охватывает все новообразования, возникающие во время роста раковины от продиссоконха до первого резкого изменения в очертаниях лигаментной ямки. На этой стадии у всех изученных представителей семейства лигаментная ямка имеет треугольные очертания с боковыми сторонами, расходящимися от продиссоконха в направлении переднего и заднего краев раковины. *Ювенильная стадия* охватывает все новообразования, возникшие во время роста раковины от первого резкого изменения до второго резкого изменения в очертаниях лигаментной ямки. *Юношеская стадия* (стадия возникновения модификаций) включает все новообразования, возникшие от второго до третьего перелома в онтогенезе лигаментной ямки. *Взрослая стадия* включает в себя все морфологические признаки, возникшие после третьего резкого изменения очертаний лигаментной ямки, и охватывает все последующие изменения формы лигаментной ямки (рис. 1). У раковин всех родов - *Oxytoma*, *Meleagrinella* и *Arctotis* лигаментная ямка на постэмбриональной стадии вблизи продиссоконха имеет тупоугольные очертания с расходящимися в разные стороны краями. По изменениям очертаний краёв лигаментной ямки на ювенильной стадии выделяются типы и подтипы лигаментных ямок. Начиная с юношеской стадии, очертания лигаментной ямки в свою очередь видоизменяются. По своим характеристикам на юношеской и взрослой стадиях онтогенеза разделены на виды и подвиды. **Типы лигаментной ямки.** Тип лигаментной ямки определяется относительным положением всех сторон лигаментной ямки на ювенильной стадии после первого перегиба переднего края лигаментной ямки в онтогенезе. Лигаментная ямка *симметричного типа* характеризуется тупым углом (более 155°) наклона переднего края лигаментной ямки к ее нижнему краю (рис. 2а). Лигаментная ямка *прямоугольного типа* характеризуется субпрямоугольным углом (85° - 95°) наклона переднего края к нижнему краю (рис. 2б). Лигаментная ямка *широкоугольного типа* характеризуется тупым углом (95° - 155°) наклона переднего края лигаментной ямки к ее нижнему краю (рис. 2в).

Подтипы лигаментной ямки. По очертаниям нижнего края лигаментной ямки правых створок на ювенильной стадии выделяются три подтипа лигаментных ямок. *Прямой подтип* характеризуется спрямленным нижним краем лигаментной ямки (рис. 2г), *угловатый подтип* характеризуется коленообразно изогнутым нижним краем лигаментной ямки (рис. 2д), *ложечковидный подтип* характеризуется округленным очертанием нижнего края лигаментной ямки (рис. 2е). Подтипы лигаментной ямки начинают формироваться на ювенильной стадии. Очертания нижнего края лигаментных ямок, возникшие на ювенильной стадии, сохраняются на юношеской и взрослых стадиях.

Рис. 1. Стадии онтогенеза лигаментной ямки у *Meleagrinnella subolifex* (правая створка).

а – постэмбриональная, б - ювенильная стадия; в – юношеская, г – взрослая стадия. Условные обозначения: ЦО – центральная ось, 1 – положение нижнего окончания переднего края лигаментной ямки на постэмбриональной стадии, 2 - положение нижнего окончания переднего края лигаментной ямки на ювенильной стадии, 3 - положение нижнего окончания переднего края лигаментной ямки на юношеской стадии, 4 - положение нижнего окончания переднего края лигаментной ямки на взрослой стадии



стадии.

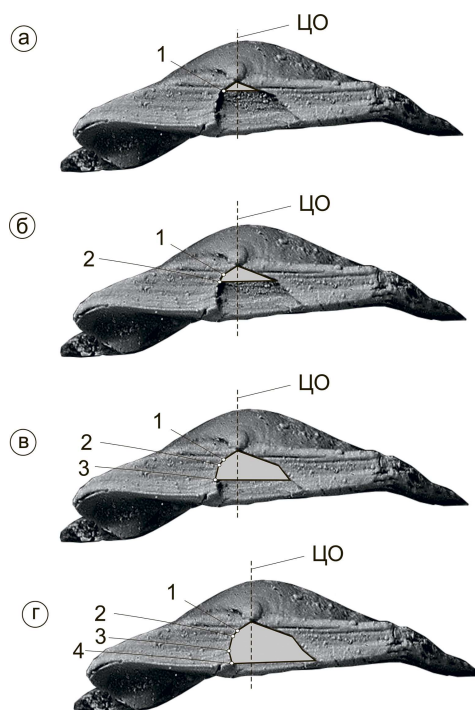


Рис. 2. Типы и подтипы лигаментных ямок.

а - в – типы лигаментной ямки (левые створки):

а – прямоугольный (*Oxytoma ex gr. expansa*),

б - широкоугольный (*Meleagrinnella prima*),

в - симметричный (*Arctotis sublaevis*);

г - е – подтипы лигаментной ямки (правые створки):

г – прямой (*Praemeleagrinnella subolifex*),

д – угловатый (*Praearctotis marchaensis*),

е – ложечковидный (*Arctotis tabagensis*).

Условные обозначения: ЦО – центральная ось; 1 – нижнее окончание переднего края лигаментной ямки на постэмбриональной стадии, 2 - нижнее окончание переднего края лигаментной ямки на ювенильной стадии; ПК –

прямой нижний край лигаментной ямки, УК –

угловатый нижний край лигаментной ямки, ЛК –

ложечковидный нижний край лигаментной ямки. На рисунках а-в

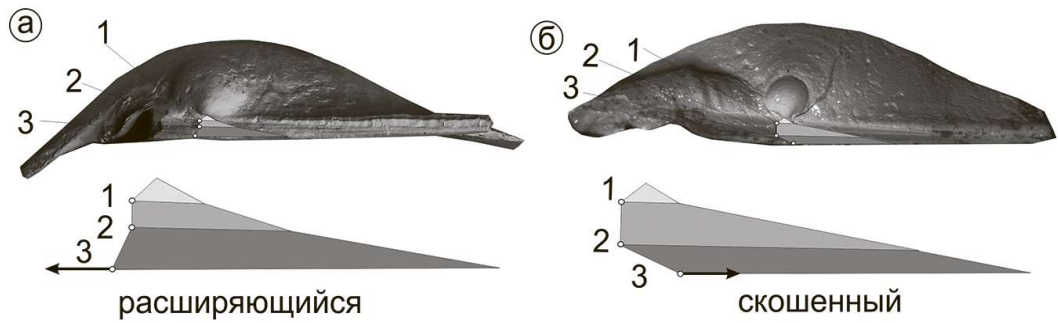
двумя оттенками серого показаны две стадии лигаментной ямки –

постэмбриональная (светлая) и ювенильная (темная). На рисунках г-е

светлосерым цветом показана форма лигаментной ямки на юношеской

стадии.

Классы онтогенезов



Модификации онтогенезов

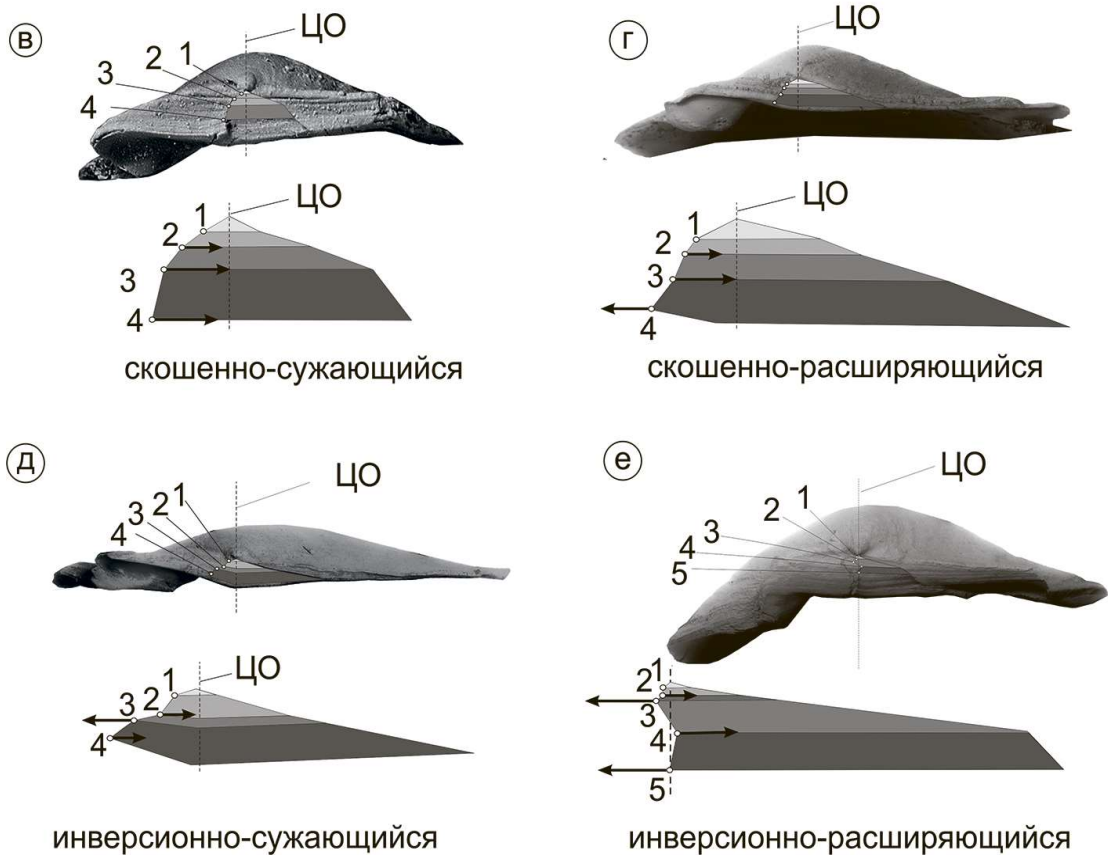


Рис. 3. Классы и модификации онтогенезов лигаментной ямки (правая створка).

Классы онтогенезов: а – расширяющийся (*Meleagrinnella doneziana*); б – скошенный (*Oxytoma ex gr. expansa*).

Модификации онтогенезов:

в - скошенно-сужающийся (*Praemeleagrinnella subolifex*),

г - скошенно-расширяющийся (*Praemeleagrinnella? tiungensis*),

д – инверсионно-сужающийся (*Praearctotis marchaensis*),

е – инверсионно-расширяющийся (*Meleagrinnella* sp.)

Условные обозначения: ЦО – центральная ось, 1 – нижнее окончание переднего края лигаментной ямки на постэмбриональной стадии, 2 - нижнее окончание переднего края лигаментной ямки на ювенильной стадии, 3 - нижнее окончание переднего края лигаментной ямки на юношеской стадии; стрелками показано направление роста лигаментной ямки на ювенильной (2) и юношеской стадиях (3), юношеской стадиях (3) и взрослой (4,5) стадиях.

Классы онтогенезов лигаментной ямки. В зависимости от положения нижнего окончания переднего края лигаментной ямки на юношеской стадии относительно его положения на ювенильной стадии установлены два класса онтогенезов. Расширяющийся онтогенез характеризуется перемещением нижнего окончания переднего края ямки в направлении переднего края раковины (рис. 3а). Скошенный онтогенез характеризуется перемещением нижнего окончания переднего края ямки в направлении заднего края раковины (рис. 3б).

Модификации онтогенезов лигаментной ямки. Для взрослой стадии выделено четыре модификации онтогенеза лигаментной ямки. После третьего перелома переднего края ямки установлено 3 онтогенеза: скошенно-сужающийся (рис. 3в), скошенно-расширяющийся (рис. 3г), инверсионно-сужающийся (рис. 3д). После четвертого перелома установлен инверсионно-расширяющийся онтогенез (рис. 3е).

6.3.3 Морфометрия замка и раковины. Метод позволил провести количественную оценку элементов замка и формы раковин, а также статистическую проверку гипотез об эволюционных преобразованиях. Морфометрическая обработка использовалась при описании окситомид. Для характеристики раковин *Meleagrinnella* и *Arctotis* проводились замеры по 12 наружным признакам и по 4 внутренним признакам. Количественная оценка признаков осуществлялась на основе системы градаций, примененной при изучении родов *Arctotis* (Лутиков, 2021) и *Meleagrinnella* (Лутиков, Арп, 2023а).

7. МОРФОГЕНЕЗ

Морфогенез замочных структур изучался с помощью метода типизации замочного аппарата окситомид. Интерпретация морфогенеза лигаментного блока окситомид в историческом (эволюционном) развитии основывалась на сравнении типов и подтипов лигаментных ямок, классов и модификаций онтогенезов. Морфогенез других элементов лигаментного блока у *Meleagrinnella* и *Arctotis* оценивался их качественными изменениями (присутствие или отсутствие протуберанца, присутствие или отсутствие наклона связочной площадки относительно оси раковины). Морфогенез биссусного блока у *Meleagrinnella* и *Arctotis* изучался путем сравнения формы биссусного ушка на разных стадиях роста раковины, и выявлении качественных изменений в биссусном блоке (наличие открытого или закрытого биссусного желобка, наличие зияющего или заросшего биссусного выреза). Лигаментные и биссусные структуры были изучены у 31 таксона, относящихся к родам *Oxytoma*, *Meleagrinnella* и *Arctotis*.

7.1 Онтогенезы лигаментного блока *Meleagrinnella*. Полные онтогенезы были изучены у *Meleagrinnella (Praemeleagrinnella) subolifex* (геттанг), *Meleagrinnella (Praemeleagrinnella) deleta* (верхний плинсбах), *Meleagrinnella (Meleagrinnella) prima* (нижний-верхний тоар), *Meleagrinnella (Meleagrinnella) doneziana* (байос), *Meleagrinnella (Clathrolima) subovalis* (киммеридж). Лигаментный блок взрослых экземпляров был изучен у *Meleagrinnella (Praemeleagrinnella) sparsicosta*, *Meleagrinnella (Praemeleagrinnella?) tiungensis* (верхний плинсбах), *Meleagrinnella (Clathrolima) substriata* (нижний тоар), *Meleagrinnella (Clathrolima) sp.* (нижний тоар), *Meleagrinnella (Clathrolima) braamburensis* (средний келловей), *Meleagrinnella (Clathrolima) subechinata* (верхний келловей), *Meleagrinnella (Meleagrinnella) sp.* (нижний бат), *Meleagrinnella (Clathrolima) lamenti* (бат).

7.2 Онтогенезы биссусного блока *Meleagrinnella*. Полные онтогенезы были изучены у *Meleagrinnella (Praemeleagrinnella) subolifex*, *Meleagrinnella (Meleagrinnella) prima*, *Meleagrinnella (Clathrolima) subovalis*.

7.3 Онтогенезы лигаментного блока *Arctotis*. Полные онтогенезы были изучены у *Arctotis (Praearctotis) marchaensis* (верхний тоар), *Arctotis (Praearctotis) similis* (верхний тоар), *Arctotis (Arctotis) tabagensis* (нижний аален), *Arctotis (Arctotis) sublaevis* (верхний аален-нижний байос). Лигаментный блок взрослых экземпляров был изучен у *Arctotis (Canadotis) canadense* (волга),

Arctotis (Canadarctotis) intermedia (волга), *Arctotis (Canadarctotis) anabarensis* (нижний валанжин).

7.4 Онтогенезы биссусного блока *Arctotis*. Полные онтогенезы были изучены у *Arctotis (Praearctotis) marchaensis*, *Arctotis (Arctotis) tabagensis*, *Arctotis (Arctotis) sublaevis*, *Arctotis (Canadotis) canadense*, *Arctotis (Canadarctotis) intermedia*, *Arctotis (Canadarctotis) anabarensis*.

8. ХРОНОКЛИНЫ

Сменяющие друг друга в последовательных слоях формы, имеющие однонаправленное изменение признаков, составляли хроноклины. По хроноклинам устанавливались хронологические отношения между таксонами. Реконструкция хроноклин проводилась в два этапа. На первом этапе у предполагаемого родоначального таксона – *Asoella* (Tokuyama, 1959), существовавшего в триасе, выделялся архетип - совокупность неспециализированных предковых признаков. К ним априорно были отнесены признаки, обладающие относительной симметрией - субсимметричная раковина с центральной макушкой, широкоугольная лигаментная ямка с расходящимися от продиссоконха в разные стороны лигаментными желобками, приблизительно равные залигаментные поля. На втором этапе компоненты гипотетического архетипа сопоставлялись с соответствующими гомологизированными компонентами раковин окситомид.

8.1 Эволюция лигаментного блока. Интерпретация морфогенеза лигаментного блока окситомид в историческом (эволюционном) развитии основывалась на сравнении онтогенезов лигаментных ямок. Эволюция лигаментного блока в геттанге-плинсбахе у *Praemeleagrinnella* представляла фазу устойчивости – геттангские *Meleagrinnella (Praemeleagrinnella) sublifex* и позднеплинсбахские *Meleagrinnella (Praemeleagrinnella) sparsicosta* имеют скошенно-сужающийся онтогенез лигаментной ямки. В конце плинсбаха возникла фаза неустойчивости, для которой характерно появление уклонений в онтогенезе на взрослой стадии у видов *Meleagrinnella (Praemeleagrinnella) deleta* и *Meleagrinnella (Praemeleagrinnella?) tiungensis*, некоторые экземпляры которых, имеют скошенно-расширяющийся онтогенез лигаментной ямки. В раннем тоаре эволюция окситомид представляла фазу направленных изменений онтогенезов. Морфогенез у видов подрода *Clathrolima*, отделившегося от *Praemeleagrinnella* в зоне commune, шел в направлении образования остроугольной лигаментной ямки. Морфогенез у видов подрода *Meleagrinnella* s.str., отделившегося от *Praemeleagrinnella* в зоне braunianus, шел в направлении образования широкоугольной лигаментной ямки. В позднем тоаре группа видов подрода *Praearctotis* отделилась от подрода *Meleagrinnella* s.str. У *Praearctotis* морфогенез лигаментного блока был направлен в сторону образования угловатого, а затем ложечковидного подтипа лигаментной ямки.

В аалене подрод *Praearctotis* сменила группа видов подрода *Arctotis* s.str., у которой морфогенез происходил в направлении образования резилифера – ложечковидной структуры для поддержки внутренней связки. В аалене, байосе и бате эволюция лигаментной ямки у *Arctotis* s.str представляла фазу устойчивости. В оксфорде подрод *Arctotis* s.str. сменился группой видов подрода *Canadotis* с развитым протуберанцем. В волжском веке группу видов подрода *Canadotis* сменила группа видов подрода *Canadarctotis*. Морфогенез от волжских *Canadotis* к ранневаланжинским *Canadarctotis* шел в направлении редукции протуберанца и расширения псевдосвязочной площадки.

8.2 Эволюция биссусного блока. Интерпретация морфогенеза биссусного блока у *Meleagrinnella* и *Arctotis* в историческом аспекте основывалась на сравнении формы биссусного ушка, типа биссусного выреза и типа биссусного желобка. Эволюционные преобразования биссусного выреза и биссусного желобка правой створки от *Meleagrinnella* к *Arctotis* были связаны с адаптивным характером морфогенеза. Тип биссусного выреза менялся от зияющего у геттанг-ааленских *Meleagrinnella* и *Arctotis* до зарастающего у позднеаален-байосских *Arctotis*.

Тип биссусного желобка менялся от открытого у *Meleagrinnella* до закрытого у позднеаален-байосских *Arctotis*. Появление нового морфотипа у арктотисов в позднем аалене связано с новыми этологическими адаптациями – очень слабому биссусному прикреплению, позволяющему жить в различных ориентациях относительно поверхности прикреплению и образовывать группы из плотно прилегающих друг к другу раковин в условиях активной гидродинамики. Появление нового морфотипа у арктотисов в валанжине связано с новыми этологическими адаптациями – плотному прилеганию к грунту примакушечной частью правой створки в условиях активной гидродинамики.

9. ТАКСОНОМИЧЕСКАЯ ОЦЕНКА ПРИЗНАКОВ И КЛАССИФИКАЦИЯ

Построение таксономической системы семейства Охутомиде из таксонов, имеющих одновременно сходство и родственную близость, проводилось методом взвешивания признаков (Павлинов, 2009). Основной задачей при построении системы являлся подбор как можно меньшего количества наиболее значимых признаков.

9.1 Взвешивание морфологических признаков. На основе сравнительного изучения изменчивости морфологии окситомид в геохронологической последовательности ископаемых популяций, проведено апостериорное взвешивание 30 морфологических признаков с условным делением их на три категории – с малым, средним и большим весом.

9.2 Классификация. Объединение видов в надвидовые таксоны осуществлялась с помощью выбранных признаков с большим и средним весом. Для установления дискретности видовых таксонов определялся набор наружных признаков со средним и малым весом, который был необходим и достаточен для описания вида, как замкнутой системы. Полученные в результате таксономических исследований данные сопоставлялись с данными по изучению филогенеза (Лутиков и др., 2010; Лутиков, Арп, 2023).

10. ФИЛОГЕНЕЗ

Реконструкция филогении семейства проводилась с помощью выявления родственной близости между различными группами фоссилий и построении процесса, в котором филетическая линия семейства Охутомиде разветвляется во времени. Родственные (генеалогические) связи между таксономическими группами определялись на основании выявления признаков сходства в строении лигаментного и биссусного блоков, в том числе: по типу и подтипу лигаментной ямки, по наличию или отсутствию протуберанца, по присутствию или отсутствию наклона связочной площадки относительно оси раковины, по типу биссусного выреза и по типу биссусного желобка. Экстраполяция выводов о филогенезе с признаков на таксон проводилась в два этапа: (1) с признаков на исторический ряд онтогенезов и (2) с морфологического тренда в историческом ряду онтогенезов на таксон соответствующего ранга. Эволюция онтогенезов лигаментных блоков юрско-меловых *Meleagrinnella* и *Arctotis* принята за основное звено при реконструкции филогенеза семейства в юре (рис. 4).

11. СИСТЕМА СЕМЕЙСТВА ОХУТОМИДАЕ

Современные представления о положении семейства Охутомиде в системе класса Bivalvia изложены в двух фундаментальных изданиях: российском (Невеская, 2013) и американском (Carter et al., 2011). Принципиальным отличием классификаций является разные взгляды на систематическое положение семейства Охутомиде. Автор относит окситомиды к надсемейству Aviculorpectinoidea Meek et Hayden, 1864, основываясь на исследованиях К. Ичикава (Ichikawa, 1958) и Л.А. Невеской с соавторами (Невеская и др., 2013). Уточнен объем семейства Охутомиде. Род *Maccoyella* Etheridge, 1892 отнесен к подсемейству Maccoyellinae, на основании исследований Дж. Уотерхауса (Waterhouse, 2008). Род *Cyrtorostra* Branson, 1930 выведен за пределы семейства на основании исследований А. Логана (Logan, 1970). В составе подсемейства Охутомиде оставлено три рода - *Oxytoma*, *Meleagrinnella* и *Arctotis*.

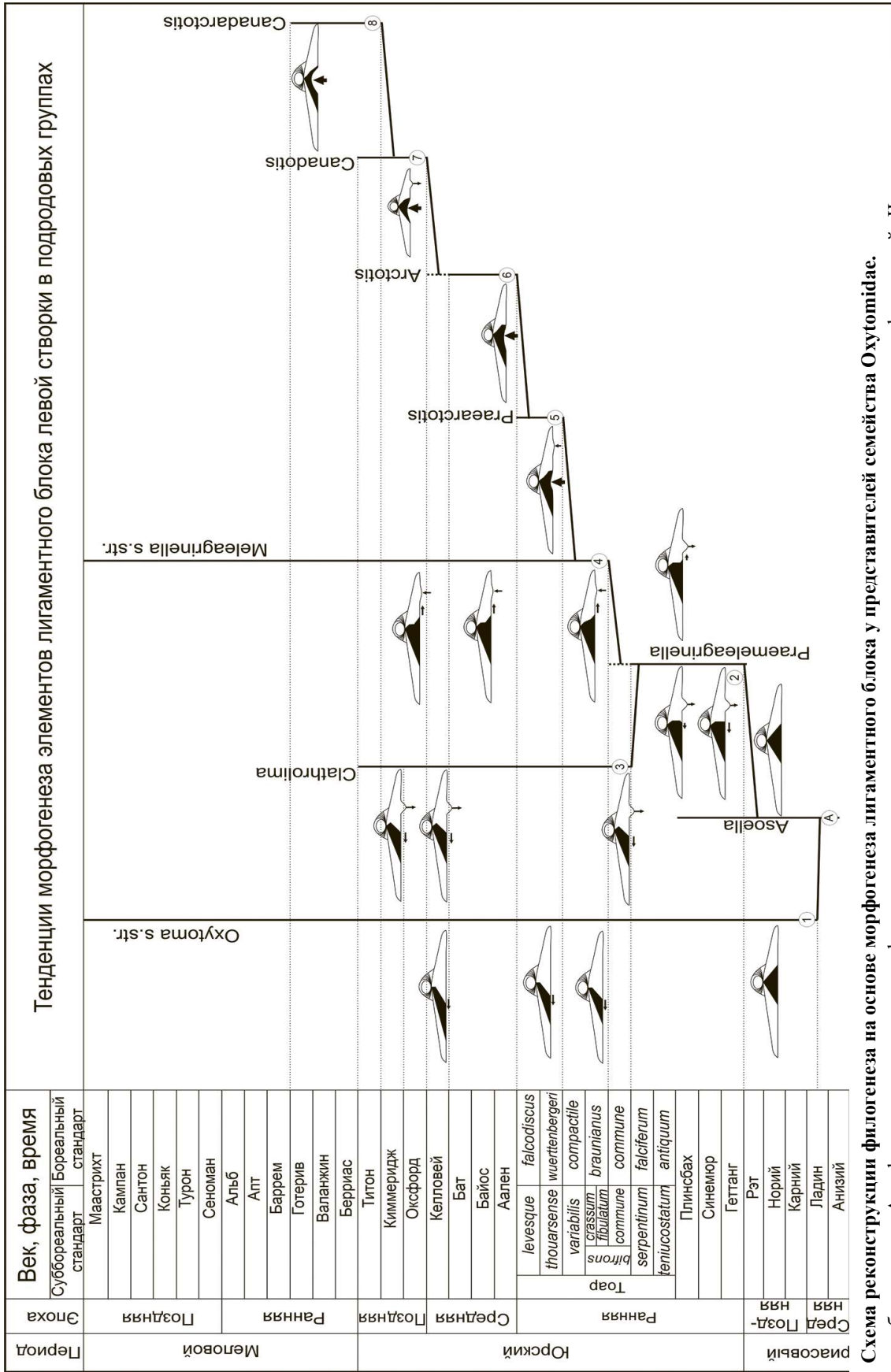


Рис. 4. Схема реконструкции филогенеза лигаментного блока у представителей семейства Oxytomidae.

Условные обозначения: А – филолиния архетипа, цифры в кружках отражают последовательность возникновения новых филолиний. Черным цветом показана форма лигаментной ямки левой створки, горизонтальными стрелками показано направление перемещения нижнего окончания переднего края лигаментной ямки в каждой филолинии, вертикальными стрелками вниз показано направление роста протуберанца, вертикальными стрелками вверх показано редуцирование протуберанца. Жирными вертикальными стрелками показана тенденция усиления наклона лигаментной ямки относительно плоскости смыкания створок.

12. ОПИСАНИЕ ТАКСОНОВ

В результате классифицирования окситомид по взвешенным морфологическим признакам лигаментного и биссусного блоков, уточнены диагнозы родовых и подродовых таксонов. На основании данных по изучению онтогенезов лигаментного и биссусного блоков и с учетом морфометрической оценки признаков наружной морфологии выполнены описания таксонов, уточнены диагнозы и приведены сравнения девяти плинсбах-ааленских видов, являющихся индексами оксито-зон и слоев с окситомидами.

Род *Meleagrinnella* Whitfield, 1885

Подрод *Meleagrinnella* (*Praemeleagrinnella*) Lutikov et Schurygin, 2010

Meleagrinnella (*Praemeleagrinnella*?) *golberti* Lutikov et Arp, 2023

Подрод *Clathrolima* Cossman, 1908

Meleagrinnella (*Clathrolima*) *substriata* (Münster, 1831)

Подрод *Meleagrinnella* s.str. Whitfield, 1885

Meleagrinnella (*Meleagrinnella*) *prima* Lutikov, 2023

Род *Arctotis* Bodylevsky, 1960

Подрод *Praearctotis* Lutikov et Schurygin, 2010

Arctotis (*Praearctotis*) *marchaensis* (Petrova, 1947)

Arctotis (*Praearctotis*) *similis* Velikzhanina, 1966

Подрод *Arctotis* s.str.

Arctotis (*Arctotis*) *tabagensis* (Petrova, 1953)

Род *Oxytoma* Meek, 1864

Подрод *Oxytoma* s.str.

Oxytoma (*Oxytoma*) *jacksoni* (Pompeckj)

13. ЗОНАЛЬНАЯ ШКАЛА ПО ОКСИТОМИДАМ

На основе пространственно-временных соотношений литологических тел с окситомидами для тоара Восточной Сибири и Северо-Востока России разработана зональная шкала, которая была применена для детальных внутрирегиональных и межрегиональных корреляций. Шкала базируется на филогенетической последовательности видов, относящихся к родам *Meleagrinnella* и *Arctotis* (семейство Oxytomidae).

13.1. Методология построения зональной шкалы по окситомидам. В качестве методологической основы для разработки шкалы по окситомидам был применен биохронологический подход, который опирается на реляционно-генетическую концепцию времени (Симаков, 1995). Направленность морфогенеза в ряду *Meleagrinnella*-*Arctotis* запечатлена в последовательности неповторяющихся состояний лигаментного блока. Периодичность морфогенеза в ряду *Meleagrinnella*-*Arctotis* запечатлена в периодах стабильного состояния типов заднего и переднего крыла раковины в интервале от верхнего плинсбаха до верхнего аалена. Направленность эволюции в сочетании с ее периодичностью в филогенетической линии *Meleagrinnella*-*Arctotis* обладает собственным (реляционным) временем, поэтому шкала может рассматриваться как биохронологическая и являться инструментом датировки геологических событий. Одновременность образования отложений в системе отчета времени, заданного шкалой по окситомидам, определяется принадлежностью этих отложений к одному из классов периодических событий в филогенетическом ряду *Meleagrinnella*-*Arctotis*, которые индексируются фазами морфогенеза.

13.2. Периодизация шкалы. В результате взвешивания 30 признаков в хронологической последовательности, определенной с помощью независимой бореальной аммонитовой шкалы, в пределах семейства Oxytomidae установлены периоды относительно стабильного состояния 19 таксономически значимых признаков для плинсбах-ааленского временного интервала. Изменение типа заднего крыла левой створки у рода *Meleagrinnella* принято за основу

периодизации шкалы в интервале поздний плинсбах - поздний тоар (Лутиков, Арп, 2023а) (рис. 5). Изменение типа переднего крыла левой створки у рода *Arctotis* в сочетании с изменением формы биссусного ушка принято за основу периодизации шкалы в интервале поздний тоар – поздний аален (Лутиков, 2021) (рис. 6).

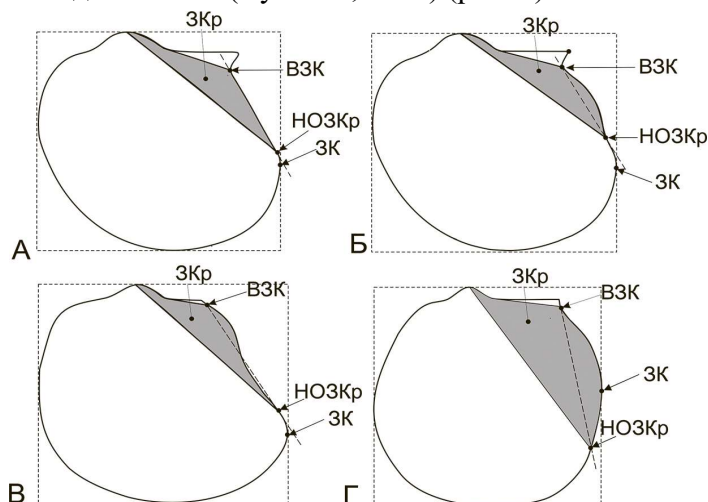


Рис. 5. Типы заднего крыла левой створки *Meleagrinnella*

А - прямой тип (*Meleagrinnella (Praemeleagrinnella) deleta*);

Б - коромыслообразный тип (*Meleagrinnella (Praemeleagrinnella?) golberti*),

В - S-образный тип (*Meleagrinnella (Clathrolima) substriata*),

Г - дугообразный тип (*Meleagrinnella (Meleagrinnella) prima*)

Морфологические элементы: ЗКр – заднее крыло, ЗК – задний конец створки, ВЗК – вырез заднего края, НОЗКр – нижнее окончание заднего крыла

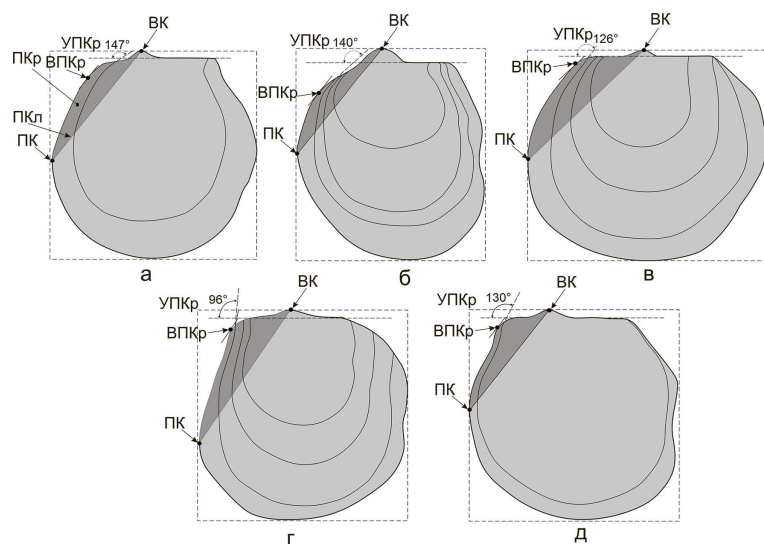


Рис. 6. Типы переднего крыла левой створки *Meleagrinnella* и *Arctotis*.

а, б – параболовидный тип (а - *Meleagrinnella (Meleagrinnella) prima*, б - *Arctotis (Praearctotis) marchaensis*);

в - трапециевидный тип (*Arctotis (Praearctotis) similis*);

г - гиперболовидный тип (*Arctotis (Arctotis) tabagensis*),

д - S-образный тип (*Arctotis (Arctotis) sublaevis*).

Морфологические элементы: ПКр – переднее крыло, ПКл – передний киль, УПКр – угол переднего крыла, ВК – верхний конец створки, ПК – передний конец створки, ВПКр – апикальный выступ внешнего края переднего крыла.

13.3 Зональная шкала. Для установления хронологии тоар-ааленских эволюционных преобразований, определяющих границы оксито-зон, использовался бореальный зональный стандарт (Захаров и др., 1997; Шурыгин и др., 2011), а также аммонитовые шкалы, разработанные для плинсбаха, тоара и аалена Северо-Западной Европы (Dommergues et al., 1997; Hillebrandt et al., 1992; Page, 2003). По палеонтологическому и стратиграфическому критериям оксито-зоны и слои с окситомидами представляют собой филозоны – отложения, в которых распространены виды, представляющие собой отрезки филогенетической линии родов *Meleagrinnella* и *Arctotis*. Нижняя граница оксито-зон определяется появлением вида-индекса. Зональная шкала, основанная на филогенетической последовательности родов и видов родов *Meleagrinnella* и *Arctotis* (рис. 7), отражает основные этапы развития семейства Охутомиде, синхронно происходившие на обширных территориях Арктической области. Соотношения бореальной стандартной аммонитовой шкалы тоара и аалена, существующих параллельных шкал по двустворчатым моллюскам и шкалы по окситомидам представлено на рис. 8.

Ярус	Подъярус	Бореальный стандарт Захаров и др., 1997; Шурыгин и др., 2011	Оксито-зона, слои с окситомидами*	Филогенетическая последовательность видов семейства Oxytomidae
Байосский	Нижний	<i>Pseudolioceras</i> (<i>Tugurites</i>) <i>fastigatus</i>	<i>Arctotis</i> <i>sublaevis</i> *	
	Верхний	<i>Pseudolioceras</i> (<i>Tugurites</i>) <i>whiteavesi</i>		
Ааленский	Нижний	<i>Pseudolioceras</i> <i>maclintocki</i>	<i>Arctotis</i> <i>tabagensis</i>	
	Верхний	<i>Pseudolioceras</i> <i>falcodiscus</i>	<i>Arctotis</i> <i>similis</i>	
Тоарский	Верхний	<i>Pseudolioceras</i> <i>wuerttenbergeri</i>	<i>Arctotis</i> <i>marchaensis</i>	
		<i>Pseudolioceras</i> <i>compactile</i>	<i>Meleagrinnella</i> <i>prima</i>	
		<i>Zugodactylites</i> <i>braunianus</i>		
	Нижний	<i>Dactylioceras</i> <i>commune</i>	<i>Meleagrinnella</i> <i>substriata</i>	
		<i>Harpoceras</i> <i>falciferum</i>	<i>Meleagrinnella</i> <i>golberti</i>	
		<i>Tiltoniceras</i> <i>antiquum</i>		
		<i>Meleagrinnella</i> (<i>Paemeleagrinnella</i>) <i>deleta</i>		
Плинсбахский	Верхний	<i>Amaltheus</i> <i>viligaensis</i>	<i>Meleagrinnella</i> <i>deleta</i> *	

Рис. 7. Зональное расчленение тоарского яруса и пограничных с ним интервалов верхнего плинсбаха и аалена на основе филогенетической последовательности видов семейства Oxytomidae. Вертикальные широкие сплошные линии - биозоны видов-индексов оксито-зон и слоев с окситомидами. Тонкие сплошные наклонные линии – предполагаемые линии генеалогической связи. Вертикальные тонкие пунктирные линии – предполагаемые отрезки филолиний.

Ярус	Подъярус	Бореальный зональный стандарт по аммонитам	Зональные шкалы по двустворкам Северо-Востока Азии		Бореальная биохронологическая шкала по окситомидам		
		Захаров и др., 1997; Шурыгин и др., 2011	Репин, Полуботко, 2004; Решения..., 2009	Решения..., 2004; Шурыгин и др., 2011	Настоящая работа		
		Зона	Зона, слои*	b-зона, слои*	Оксито-зона, слои с окситомидами*		
Ааленский	Верхний	Pseudolioceras (Tugurites) whiteavesi	Retroceramus elegans - Retroceramus jurensis	Arctotis lenaensis	Retroceramus jurensis	Arctotis sublaevis*	
	Нижний	Pseudolioceras maclintocki	Retroceramus priscus, Retroceramus menneri*		Dacryomya gigantea		Retroceramus elegans
Pseudolioceras beyrichi		Mclearnia kelimyarensis		Arctotis tabagensis			
Тоарский	Верхний	Pseudolioceras falcodiscus	Arctotis marchaensis	Dacryomya gigantea	Arctotis marchaensis	Arctotis similis	
		Pseudolioceras wuerttenbergeri	Mytiloceras (Lenoceras) elongatus			Pseudomytiloides marchaensis	Arctotis marchaensis
		Pseudolioceras compactile	Mytiloceras (Pseudomytiloides) marchaensis				Meleagrinnella prima
			Vaugonia* literata				
	Нижний	Zugodactylites braunianus	Mytiloceras (Pseudomytiloides) marati	Dacryomya inflata, Tancredia bicarinata	Meleagrinnella faminastrata	Meleagrinnella substriata	
		Dactyloceras commune	Kedonella dagysi				
		Harpoceras falciferum	Meleagrinnella ex gr. substriata Kedonella mytileformis		Corbulomina sp.*	Meleagrinnella golberti	
	Tiltoniceras antiquum						
	Плинсбахский	Верхний	Amaltheus viligaensis	Radulonectites hayamii- Radulonectites mongkensis	Tancredia kuznetsovi	Anradulonectites incertus	Meleagrinnella deleta*

Рис. 8. Схема сопоставления бореального зонального стандарта и зональных шкал по двустворчатым моллюскам тоара и пограничных интервалов верхнего плинсбаха и аалена.

14. РАСЧЛЕНЕНИЕ И КОРРЕЛЯЦИЯ РАЗРЕЗОВ ПО ДАННЫМ ИЗУЧЕНИЯ ДВУСТВОРЧАТЫХ МОЛЛЮСКОВ

В период с 1980 по 1987 автором были изучены основные разрезы нижней-средней юры, которые являются опорными при расчленении тоар-ааленских отложений в пяти структурно-фациальных зонах Восточной Сибири и в одном стратиграфическом районе Северо-Востока России. Расчленение и корреляция разрезов проведены с помощью биохронологической шкалы по окситомидам.

Разрез Анабарской губы. На основе распределения видов-индексов и зональных комплексов двустворчатых моллюсков в позднеплинсбах-ааленских отложениях разрезах восточного и западного берегов Анабарского залива установлено шесть оксито-зон и три биостратона в ранге слоев с окситомидами.

Разрез района мыса Цветкова (Восточный Таймыр). В плинсбах-нижнетоарской части разреза полная последовательность видов-индексов зональной шкалы по окситомидам не обнаружена. Эта часть разреза района мыса Цветкова расчленена на слои с окситомидами и слои с ретроцерамидами (Лутиков и др., 2022). На основе распределения видов-индексов и зональных комплексов двустворчатых моллюсков позднеотоар-ааленская часть разреза района мыса Цветкова расчленена на четыре оксито-зоны и одни параллельные слои с окситомидами.

Разрез р. Келимяр. На основе распределения видов-индексов и зональных комплексов двустворчатых моллюсков в позднеплинсбах-ааленских отложениях разреза установлено четыре оксито-зоны и два биостратона в ранге слоев с окситомидами.

Разрез р. Моторчуна. На основе распределения видов-индексов и зональных комплексов двустворчатых моллюсков в плинсбах-ааленских отложениях разреза р. Моторчуны установлено три оксито-зоны и одни слои с окситомидами. На основе выявленной непрерывной филетической последовательности окситомид на границе тоара и аалена в этом разрезе более точно фиксирована граница нижнего и среднего отделов юрской системы, проведенная между оксито-зонами *Arctotis similis* и *Arctotis tabagensis*.

Разрез р. Марха. На основе распределения видов-индексов и зональных комплексов двустворчатых моллюсков в плинсбах-тоарских отложениях разреза р. Мархи и скважин на участках поискового бурения в бассейне р. Марха для Сунтарской структурно-фациальной зоны установлено шесть оксито-зон и одни слои с окситомидами.

Разрезы по притокам р. Левый Кедон. На основе распределения видов-индексов и зональных комплексов двустворчатых моллюсков в разрезе по притокам р. Левый Кедон установлено четыре оксито-зоны и два биостратона в ранге слоев с окситомидами.

Оценка корреляционного потенциала зональной шкалы по окситомидам. Основываясь на прослеживании видов-индексов и зональных комплексов оксито-зон в разрезах Восточной Сибири, Северо-Востока России и Германии проведена оценка корреляционного потенциала шкалы. В позднеплинсбахских отложениях слои с окситомидами выделяются в пределах Арктической палеобиогеографической области и позволяют коррелировать терминальную часть плинсбаха. Установлено, что виды-индексы двух оксито-зон повсеместно присутствуют в бореальных отложениях нижнего тоара, что дает возможность осуществлять межрегиональную корреляцию на зональном уровне. Виды-индексы оксито-зон верхнего тоара и нижнего аалена присутствуют в большинстве разрезов Восточной Сибири, что позволяет осуществлять внутрирегиональную корреляцию на зональном уровне. Установлено, что вид-индекс слоев с *Oxutoma jacksoni* распространен в некоторых разрезах Восточной Сибири и на Северо-Востоке России в верхнем тоаре, что позволяет осуществлять

межрегиональную корреляцию на подъярусном уровне в отсутствие видов-индексов оксито-зон. В позднетоар-ааленских отложениях четыре оксито-зоны и два биостратона в ранге слоев с окситомидами фиксируются в пределах Арктической палеобиогеографической области.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В результате проведенного детального исследования раковин двустворчатых моллюсков семейства *Oxytomidae* из многочисленных разрезов юрских и меловых отложений Восточной Сибири, Северо-Востока России и Германии, а также на основании анализа стратиграфического распространения видов, принадлежащих родам *Oxytoma* Meek, 1864, *Meleagrinnella* Whitfield, 1885 и *Arctotis* Bodylevsky, 1960, получены следующие результаты.

1. С помощью методов зонирования раковин, типизации замочного аппарата, морфометрии замка и раковины окситомид изучен морфогенез лигаментного и биссусного блоков у юрских и меловых представителей семейства, связанных морфологической и геохронологической последовательностью. При этом удалось обнаружить ранее не описанную в литературе и не привлекавшуюся для характеристики таксонов индивидуальную и возрастную изменчивость замочного аппарата и наружной морфологии окситомид, установить направления морфогенеза внутри семейства *Oxytomidae*. Общее биоразнообразие изученных таксонов составило 31 вид, принадлежащих 3 родам - *Oxytoma*, *Meleagrinnella* и *Arctotis*.

2. Сравнительное сопоставление типов и подтипов лигаментных ямок, типов биссусного выреза и биссусного желобка, степени развития протуберанца использовалось для реконструкции родственных (генеалогических) связей различных таксономических групп. На основании выявления признаков различия и общности в лигаментном и биссусном блоках обоснована реконструкция филогенеза юрско-меловых родов *Meleagrinnella* и *Arctotis*, отражающая направленность морфогенеза семейства *Oxytomidae*.

3. Выявлен систематический состав родов *Meleagrinnella* Whitfield, 1885 и *Arctotis* Bodylevsky, 1960 в тоаре – аалене Восточной Сибири и Северо-Востока России, общее биоразнообразие которых составило шесть видов, принадлежащих пяти под родам. Установлены новые таксоны (три под рода и два вида), описания которых опубликованы в открытой печати.

4. В результате проведенной ревизии предлагается следующий состав семейства *Oxytomidae* (подсемейства *Oxytominae* Ichikawa, 1958):

Род *Meleagrinnella* Whitfield, 1885 (геттанг - ммастрихт)

Подрод *Praemeleagrinnella* Lutikov et Schurygin, 2010 (геттанг – плинсбах, нижний тоар?)

Подрод *Clarthrolima* Cossmann, 1908 (нижний тоар - волга)

Подрод *Meleagrinnella* s.str (нижний тоар – маастрихт)

Род *Arctotis* Bodylevsky, 1960 (поздний тоар - готтерив)

Подрод *Praearctotis* Lutikov et Schurygin, 2010 (верхний тоар)

Подрод *Arctotis* s.str. (аален – бат)

Подрод *Canadotis* Jeletzky et Poulton, 1987 (келловей?, оксфорд- волга)

Подрод *Canadarctotis* Jeletzky et Poulton, 1987 (волга - готтерив)

Род *Oxytoma* Meek, 1864 (ладин – маастрихт)

5. В разрезах Восточной Сибири и Северо-Востока России установлена позднеплинсбах-раннебайосская филогенетическая последовательность из 8 таксонов, относящихся к родам *Meleagrinnella* и *Arctotis*.

6. Модернизирована зональная шкала по окситомидам для тоарских отложений Восточной Сибири и Северо-Востока России, включающая пять оксито-зон, разработанных по родам *Meleagrinnella* и *Arctotis*, и одни параллельные слои с *Oxytoma*. Для пограничных интервалов

верхнего плинсбаха и аалена выделена одна оксито-зона и два биостратона в ранге слоев с окситомидами. По отношению к существующим зональным шкалам Восточной Сибири Северо-Востока России по двустворкам (Полуботко, Репин, 2004; Шурыгин, 2005) предложенная шкала обладает элементами преемственности – при характеристике оксито-зон использована установленная ранее последовательность сопутствующих таксонов двустворчатых моллюсков. Новая шкала имеет отличия - она основана на филогенетической последовательности видов одного семейства, в ней установлены стратотипы оксито-зон.

7. Обоснована эффективность параллельной зональной шкалы, базирующейся на последовательности видов семейства *Oxymatidae*, для корреляции бореальных отложений тоара и аалена Восточной Сибири и Северо-Востока России. Виды-индексы оксито-зон по двустворчатым моллюскам рода *Meleagrinnella* повсеместно присутствуют в отложениях бореального типа в нижнем тоаре, что дает возможность осуществлять межрегиональную корреляцию на зональном уровне. Виды-индексы оксито-зон по двустворчатым моллюскам рода *Arctotis* повсеместно присутствуют в верхнем тоаре и аалене Восточной Сибири, что позволяет осуществлять внутрирегиональную корреляцию на зональном уровне. Вид-индекс слоев с двустворчатыми моллюсками рода *Oxymata* повсеместно присутствует в Восточной Сибири и на Северо-Востоке России в верхнем тоаре, что позволяет осуществлять межрегиональную корреляцию тоара на подъярусном уровне в отсутствие видов-индексов оксито-зон.

8. Расчленение нижнесреднеюрских разрезов с использованием зональной шкалы по окситомидам позволило уточнить стратиграфические объемы некоторых свит (аиркатской, китербютской, эренской, хоргонской, арангастахской, короткинской, апрелевской, кыринской, келимярской, моторчунской, тунгской, сунтарской, стартинской) (рис.9).

Публикации по теме диссертации

Статьи в неиндексированных отечественных изданиях

1. *Лутиков О.А.* Новые раннеюрские астартиды Восточной Сибири // Новые виды древних беспозвоночных и растений нефтегазоносных провинций Сибири. Сборник научных трудов. Новосибирск: изд-во СНИИГГиМС. 1984. С.67-71.

2. *Князев В.Г., Девятков В.П., Лутиков О.А.* Тоарский ярус, его зональное деление и граница нижней и средней юры на востоке Сибирской платформы // Проблемы ярусного расчленения систем фанерозоя Сибири. Новосибирск, изд. СНИИГГиМСа, 1984. С. 58-66.

3. *Девятков В.П., Князев В. Г., Лутиков О.А. Сапьяник В.В.* Нижний лейас Сибирской платформы // Региональная геология и полезные ископаемые Якутии: сборник научных трудов. Якутск: изд-во Якутского госуниверситета, 1991. С. 56-64.

4. *Шурыгин Б.Н., Лутиков О.А.* Нижнеюрские пектиниды севера азиатской части СССР // Детальная стратиграфия и палеонтология юры и мела Сибири. Новосибирск: Наука. Сиб. отделение, 1991. С 47-78.

5. *Лутиков О.А., Шурыгин Б.Н.* Новые данные по систематике юрских и меловых двустворчатых моллюсков семейства *Oxytomidae* Ichikawa, 1958 // Новости палеонтологии и стратиграфии. Вып. 14, 2010. С.111-140.

Статьи в изданиях, индексируемых в WoS/Scopus

1. *Лутиков О.А., Тёмкин И.Е., Шурыгин Б.Н.* Эволюция онтогенезов и филогения некоторых представителей семейства *Oxytomidae* Ichikawa, 1958 (Mollusca: Bivalvia) // Стратиграфия. Геологическая корреляция. Т.18. №4, 2010. С.28-44.

2. *Лутиков О.А.* Биохронологическая шкала верхнего тоара–нижнего аалена Восточной Сибири по двустворчатым моллюскам рода *Arctotis* Bodylevsky, 1960 // Стратиграфия. Геологическая корреляция. Т.29. №6, 2021. С. 54-83.

3. *Лутиков О.А., Шурыгин Б.Н., Сапьяник В.В., Алейников А.Н., Алифиров А.С.* Новые данные по стратиграфии юрских (плинсбах-ааленских) отложений района мыса Цветкова, Восточный Таймыр // Стратиграфия. Геологическая корреляция. Т.30. №1, 2022. С. 69-93.

4. *Костылева В.В., Герцева М.В. Лутиков О.А., Ватрушкина Е.В., Тучкова М.И., член-корреспондент РАН Соколов С.Д.* Палеотектоническая обстановка накопления среднеюрских отложений северо-восточного фланга Нагонджинского террейна (кряж Улахан-Сис) // Доклады Российской Академии наук. Науки о Земле, 2022. Том 507, № 2. С. 132-137.

5. *Letulle T., Suan G., Daëron M., Rogov M., Lécuyer C., Vinçon-Laugier A., Reynard B., Montagnac G., Lutikov O. and Schlögl J.* Clumped isotope evidence for Early Jurassic extreme polar warmth and high climate sensitivity // *Climate of the Past*. 2022. V. 18. №. 3. P. 435-448.

6. *Rogov M.A., Lutikov O.A.* *Dactylioceras–Meleagrinnella (Clathrolima)* assemblage from the Agardhbukta (eastern coast of Western Spitsbergen): a first *in situ* Toarcian molluscan occurrence from Svalbard providing interregional correlation // *Norwegian J. Geol.* 2022. V. 102.

7. *Лутиков О.А., Арн Г.* Таксономия и биостратиграфическое значение тоарских двустворчатых моллюсков рода *Meleagrinnella* Whitfield, 1885 // Стратиграфия. Геологическая корреляция. Т. 31. №1, 2023. С. 1-33.

8. *Лутиков О.А., Арн Г.* Бореальная биохронологическая шкала тоара по двустворчатым моллюскам рода *Meleagrinnella* Whitfield, 1885 // Стратиграфия. Геологическая корреляция. Т. 31. №2, 2023. С. 59-81.