

(01) Всесоюзный ордена Ленина научно-исследовательский геологический
 организации - переводчик (полн. и сокр.): аббревиатура ЦООНТИ/ВНО
 институт им.А.Н.Карпинского (ВСГЕИ); ВЦИЭМС

(02) N перевода 1524/10021/1
 организации: ЦООНТИ/ВНО
 (03) Ленинград (04) 289 (СССР)
 город страна
 (05) Дата выполнения перевода конец 1983г
 (06) Язык оригинала английский
 (07) Переводчик Т.И.Васильева
 (08) К.Д.Калачева (09) 3.5
 редактор общем. печат.
 (11) Рег. №
 (12) удк 564.53.551.762
 (13) индексы Рубрикатора ГАСНТИ/МСНТИ
 (14) ВЦИЭМС (15) шифр хранения
 организация - постанщик копии
 (16) ст ил сборника (17) 570 (рус)
 вид оригинала язык перевода
 (18) 98 (19) 9 рис., (20) III
 кол-во стр. кол-во илл. кол-во библиогр.

(21) Автор (ы) Дж. Х. Кэлломон
 (22) Заглавие перевода Эволюция юрского аммонитового семейства CARDIO-
 CERATIDAE

(23) Аннотация (реферат)
 В работе описана эволюция юрского аммонитового семейства
Cardioceratidae

(24) Ключевые слова эволюция, аммониты, юра

(25) Заглавие перевода на рус. языке Эволюция юрского аммонитового семейства
 Cardioceratidae

(31) Автор (ы) J. H. Callomon
 (32) Заглавие оригинала The evolution of the Jurassic ammonite family
 Cardioceratidae

(33) коллективный автор/коллективный организатор мероприятия
 (34) наименование и номер мероприятия
 (35) Special Papers in Paleontology
 основное заглавие источника
 (36) обозначение серии, шифры серии
 (37) место издания: место проведения мероприятия - город: страна

(38) Дата 1985 (42) 49-90
 издания: проведения меропр. стр.

(39) (41) 35 (43)

Резюме.

Зарождение юрского аммонитового семейства *Cardioceratidae* можно достаточно точно проследить от внезапного появления в позднем байосе бореального моря, окруженного со всех сторон сушей, где нот бореальных тихоокеанских *Sphaeroceras* (*Defortiseras*). После этого эволюция семейства может быть детально прослежена до того не менее внезапного вымирания в кровле нижнего кимориджа (*sensu anglico*). Было выделено более ста последовательных комплексов, которые охватывают четыре с половиной яруса, двадцать восемь стандартных аммонитовых зон и шестидесять две подзоны, в среднем эквивалентных временным интервалам в 250 000 лет. На большинстве уровней материала достаточно много для определения внутривидовой изменчивости и диморфизма. И то, и другое варьирует во времени и может быть очень значительным. Они позволяют сделать важный вывод, что комплексы, обнаруженные на любом уровне и в любом месте, являются моновидовыми. Таким образом, частичное морфологическое совпадение последовательных комплексов определяет филетические ряды поколений. В целом эволюция была постепенной (но неравномерной - "с шумом"), хотя видно, что основной ряд поколений подвергся филогенетическому разделению по крайней мере, дважды, за чем последовала миграция одной или обеих ветвей. В другое время значительные миграции, которые могли быть геологически мгновенными, не приводили к филогенетическому видообразованию. Средой обитания семейства оставалась бореальная область в целом; местный эндемизм был редким и кратковременным. Морфологически это семейство эволюционировало через всё многообразие изменений формы раковины и скульптуры, которое характерно для аммонитов в целом за исключением гетероморфов. Природа давления, отбора, если таковой имелся, остается неясной.

В приложении, подготовленном Кэллмоном и Биркелунд, описано

три новых таксона: *Arctioceras granoscephaloide*, *Sadoceras apertum* и *S. nordiskjoelidi*.

Убытие и многообразие юрских аммонитов и быстрота, с которой они изменялись во времени, сделали их любимыми руководящими ископаемыми в хроностратиграфии со времён Орбиньи и Опеля. Они позволили установить такую детальную хронологию, которая почти не имеет себе равных. Вскоре после того, как появилось "происхождение видов", поняли, что это, в свою очередь, свидетельствовало о быстрой эволюции в значении Дарвина и, что аммониты могут представить особенно благоприятные возможности для эволюционных исследований.. и всё же, несмотря на огромную работу, сделанную за последующие годы, о влиянии данных по аммонитам на наши современные воззрения на эволюцию в целом до сих пор ничего не говорили.

первоочередной задачей является расположение ископаемых по трём упорядоченным во времени, последовательностям, которые могут быть, вероятно, определены как эволюционные ряды поколений. Одновременно возникли два коренным образом отличающихся подхода к этой проблеме. первый был предложен Вагнером (1869), оиостратиграфом и учеником Опеля, который подчёркивал необходимость собирать материал тщательно слой за слоем, как можно ближе до той точки, когда частичное морфологическое совпадение последовательных комплексов даёт вероятной линейную генетическую связь (стр.185). второго подхода придерживался Хауатт (1866, 1889; см. обзор Donovan, 1973), ученик Агассица, который находился под влиянием идеи, вытекающих из исследования живых организмов, в частности позвоночных: онтогенез особи кратко повторяет филогению её предков (палингенез). Теории, основанные на таких гипотезах, привлекательны тем, что они позволяют обойти трудоемкий этап сбора материала. Достаточно признать омогенетический закон, и тогда анализ особей позволяет рас-

положить их в филетическом порядке. По мере того, как появлялась всё новая и новая стратиграфическая информация, было легко видоизменить, что-то добавить, или даже установить обратный "закон" (протерогенез); тем не менее, телеологический "курс" необратимого направления эволюции не уменьшился. Количество опубликованной литературы увеличивалось; однако, данные ранее обещания не выполнялись. Рассматривая проблемы эволюции в томе по аммоноидеям "Treatise", Аркелл (1957, стр. 113) смог привести лишь четыре примера юрских рядов поколений на уровне видовой группы (*Liparoceratidae*, *Amaltheidae*, *Macrocerhalitidae* - *Ковшосератиды* и *Macrocerhalitidae* - *Cardioceratidae*). И даже они не могут сохраняться без более или менее серьёзных видоизменений.

С того времени произошёл значительный прогресс, почти исключительно благодаря детальным полевым работам, согласно методике Ваагена. Всесторонняя филогеническая классификация юрских аммоцитов на сверхродовом уровне теперь, по крайней мере, может рассматриваться с определённой степенью достоверности (Донован и др.; 1961), и были разрешены многие неясности "Treatise'a" 1957 года, которые касались взаимоотношений внутри и между таксонами группы семейства и в то время могли рассматриваться только как криптогенные или полифилетические. На уровне основной филогенической единицы, эволюционирующего вида, картина, однако, кажется еще менее ясной. Проводились многочисленные детальные монографические исследования отдельных семейств, основанные преимущественно на тщательно собранном новом материале, часто насчитывающем тысячи экземпляров. Список, который никоим образом не является исчерпывающим, включает в юре *Glochiceratidae* (Циглер, 1958), *Aulacostephaninae* (Циглер, 1962), *Graphoceratidae* (Шпиглер, 1966; Филогения воспроизведена у Леманна, 1976, 1981, рис. 65), *Res-*
tinatitinae (Копп, 1967), *Oppeliidae* (Элли, 1967), *Lithaco-*

ceratinae (Цайсс, 1968), zigzagiceratinae и pseudoperistinctinae (Мэнроулд, 1971), verriasellinae (Ле Эгара, 1973), macrocephalitidae (Тьерри, 1978) и Reineskeiidae

(Кариу, 1980). Несмотря на то, что все представители аммонитов, за исключением четырех тесно связанных надсемейств, имеют общие корни в тоаре, не было сделано никаких общих выводов относительно эволюции аммонитов. Практически единственная общая черта у этих групп — это поразительная и, очевидно, случайная сложность: это скорее не генеалогическое древо, а генеалогический "куст". Так ли это, или же это артефакт таксономии?

Резко отличается от них семейство *Cardioceratidae*, об истории которого мы многое узнали за последние годы. Достоинство его распределения, возможно, делают его исключительно благоприятным кандидатом для эволюционных исследований. В течение большей части своего эволюционного периода, оно было ограничено циркумполярной бореальной средой обитания, где часто были единственными представителями аммонидей; в пределах большей части бореальной области это семейство оставило многочисленные остатки. Благодаря этому можно собрать окаменелости, близкие во времени и отстоящие далеко друг от друга в пространстве они не становятся неясными из-за присутствия других групп, которые могут смешиваться в связи с гомоморфией или быстрого изменения численности. Наоборот, оно позволяет четко понять основные проблемы: как выглядят ископаемые остатки основной эволюционной единицы — аммонитового овиода? Следовательно, каким было истинное многообразие аммонитовых видов в одной и той же среде обитания? Насколько быстро могли меняться ^{ареалы} ~~виды~~? И, следовательно, насколько близко следует собирать ископаемые остатки для определения эволюционирующего ряда поколений.

В недавнем обзоре Донован и др. (1981) рассмотрели положение

семейства *Cardioceratidae* в общей схеме юрских аммонитов. Его положение внутри подсемейства *Stephanocerataceae* показано на рис. I.

Хронология

подразделение геологического разреза до уровня стандартной подзоны, самой низшей единицы в современной хроностратиграфической иерархии у кровли средней юры показано на рис. 2. Зоны и подзоны определяются временными плоскостями в их основании и, следовательно, являются породами-эквивалентами времени - продолжительности. Однако подзоны не всегда представляют наименьшие интервалы времени, которые могут быть выделены геологически. В типичном разрезе подзона охватывает несколько слоев, некоторые из которых содержат ископаемые остатки. Более того, при условии, что материала достаточно, ископаемые комплексы будут различимы не только по составу, но и по морфологии хронометрических руководящих ископаемых, т.е. последовательные комплексы эволюционирующего аммонитового ряда поколений. Таким образом, нас интересует мельчайшие фаунистические изменения, самые ближайшие палеонтологически различимые стратиграфические уровни. Эти уровни можно просто и в целом называть фаунистическими горизонтами (Кэлломон, 1964; см. также Мутерд и др., 1971 и, например, Габилли, 1976; Хантцберг, 1979; Кариу, 1980; Кэлломон и Биркелунд, 1982). Фаунистический горизонт зачастую может быть представлен одним слоем, а подзона охватывает несколько горизонтов. В этом случае важно различать время - продолжительность образования горизонтов и временные интервалы между горизонтами. Время - продолжительность, представленная горизонтом, могут быть весьма различны, и обычно их невозможно точно определить. могут существовать независимые признаки конденсации, указывающие на значительную продолжительность, охватывающую, вероятно, весь интервал между последовательными горизонтами. Следует различать

два типа конденсации (Каллован, 1971 г): однородную (гомогенную), когда ископаемые остатки накапливались в течение определённого периода времени, поскольку осадка не было, или же он, впоследствии рассеивался (примеры: слои фосфатных конкреций в глинистой фации, первичные глауконитовые (золёные) пески; и гетерогенную, когда первоначально хорошо стратифицированные отложения впоследствии подверглись механическому смешиванию, например, под воздействием биотурбации или субсолюции, за которым следовало волновое воздействие, (например, некоторые Тетические конкреционные известняки). И, наоборот, могут быть признаки очень небольшой продолжительности. Неразрушенные, хрупкие раковины, такие как аммониты, в пласте кластического осадка с (сильно выраженной кривой слоистостью могут указывать на то, что захоронение происходило в момент отложения пласта (в том виде, в котором он сейчас сохранился), вероятно, во время шторма или прилива. Это единственный и последний момент в длительном периоде времени, когда происходило накопление осадков. И все же, в других местах в разрезе могут встречаться окаменелости, неразличимые на разных уровнях в слое или даже в последовательных слоях; в этом случае они будут рассматриваться как единый фаунистический горизонт. В любом случае, за исключением явно конденсированных отложений, определённый таким образом горизонт — это подразделение, где неразличимы дальнейшие эволюционные изменения (см. Говарт, 1958, стр. XXII) и которое, таким образом, может рассматриваться для всех практических целей как имеющее незначительную продолжительность. Таким образом, конечной основой хронологии является "событийная стратиграфия", а наш взгляд на эволюционирующий ряд поколений похож на последовательность моментальных снимков, кинокадров (Бейтер, 1927, стр. ХСУП).

AALENIAN	BAJOCCIAN	BATHONIAN	CALLOVIAN	OXFORDIAN	KIMMERIDGIAN
Opalinum					
Selzium					
Murchisonae					
Brasfordensis					
Cuvianum					
Disites					
Dentis					
Loevinscula					
Sauri					
Murchisonianum					
Subfurcatum					
Gai					
Pai					
Zugz					
Teniplicatus					
Progracilis					
Subcontractus					
Mortisi					
Hodsoni					
Orbis					
Dianus					
Macrocephalus					
Calloviense					
Joan					
Coronatum					
Athleta					
Lamberti					
Mariae					
Cardatum					
Deraplicatum					
Tenuiserratum					
Glossae					
Serratum					
Regulare					
Rosenkrantzi					
Raylei					
Cymodoce					
Mutabilis					
Euroxus					
Autaxiodorahae					

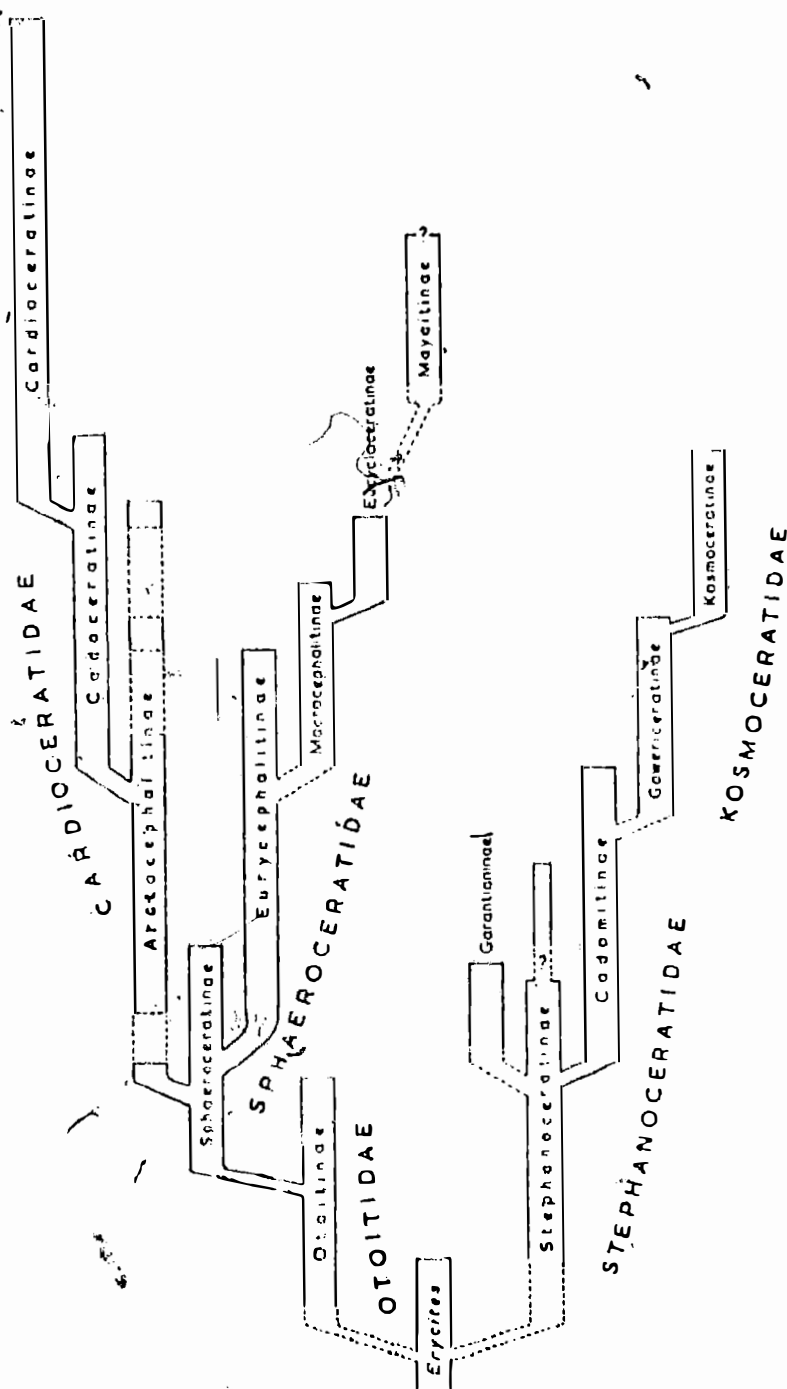


Рис. I. Схематическое положение Cardioceratinae в подсемействе Stephanoceratinae. Отступлений в сторону сделаны про-
сто для удобства, а не означают усложненных морфологических
преобразований.

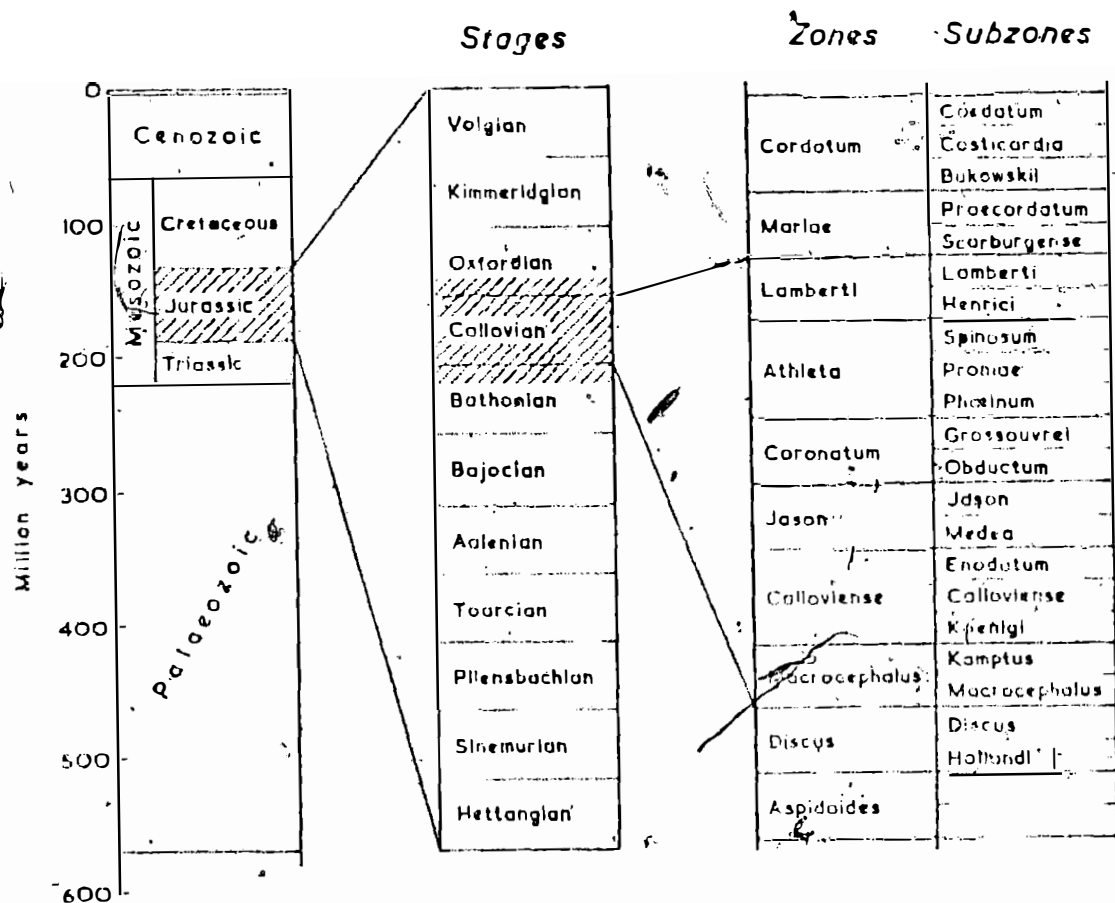


Рис. 2. Хроностратиграфическое подразделение стандартного геологического разреза в юре.

Интересно оценить эти геологические временные интервалы с абсолютной точки зрения. Средние значения сведены в таблицу I. Различия между зонами и подзонами в некоторой степени произвольны и определены исторически, поскольку подзоны появляются при подразделении зон. Их число также несколько субъективно возрастает

пр мере накопления материала: во времена Уппеля их было всего тридцать три. В современной юрской стратиграфии подзона обычно в среднем включает три аммонитовых горизонта. В благоприятных случаях их может быть больше: в Оксфордской глине Питерборо Бринкманн выделил около 25 горизонтов *Kosmoseras* в шести подзонах (Кжилломон, 1968; более детальное обсуждение см. в работе 1984а), т.е. по четыре горизонта на зону. (Для тех, кто любит чистоту в стратиграфической номенклатуре, временным эквивалентом "горизонта" (как хрон - зоны) может быть "хемера" Бакмена (1893; 1902), лишённая всех ссылок на "акме" "вида"; и то, и другое потребует отдельного определения в этом контексте. Мы завершим полный круг). В таблицу также включены аналогичные цифры для тех частей мела, где удалось достигнуть сходного уточнения стратиграфии; в Северной Америке имеется соглашение, по которому не следует различать зоны и подзоны. Абсолютный возраст всё ещё дается по шкале "лондонского геологического Общества" (Харланд и др., 1964, 1971), поскольку различные, предложенные позже модификации (Харланд и др., 1982; Оден, 1982) кажутся сомнительными, усовершенствованными по крайней мере для юры.

Таблица I. Оценки временных интервалов

подразделения	число подразделений	Средняя продолжительность, т
Стандартная юра,		
Северо-западная Европа.		
Система: юра	I	55,0 млн. лет (135-190 до наст. времени)
яруса	II	5,0 млн. лет
зоны	76	720 000 лет
подзоны	154	350 000 лет
горизонты	скажем, 450	120 000 лет

Сравни: С.С.Бакман

(1893-1929)

века

47

хемы

375

Стандартный

алт-альо,

Южная Англия

Система: нижний мел

1/4

17,0 млн. лет

(98-115 до наст.врем.)

яруса

2

8,5 млн. лет

зоны

14

1,2 млн. лет

подзоны

39

440 000 лет

Стандартный

верхний мел,

Северная Америка

Система: верхний мел

1/2

34,0 млн. лет

(64-98 до наст.врем.)

яруса

6 1/2

5,2 млн. лет

зоны

60

570 000 лет

последовательность фаунистических горизонтов *Cardiocerati-*
dae показана на рисунке 5. Это семейство в течение большей части
времени обитало в ограниченной Бореально фаунистической провинции
(см. ниже), где в основном нельзя выделить стандартные европейские
зоны. В связи с этим пришлось разработать специальную Бореальную
зональность, которая показана в правой части, тогда как слева для
сравнения приводится стандартная европейская шкала. Там, где две
эти шкалы приводятся отдельно, корреляция на уровне зон всё ещё
является гипотетической (верхняя юра) или абсолютно невозможной
(средняя юра). Шкалы составляются по существу исходя из предположе-

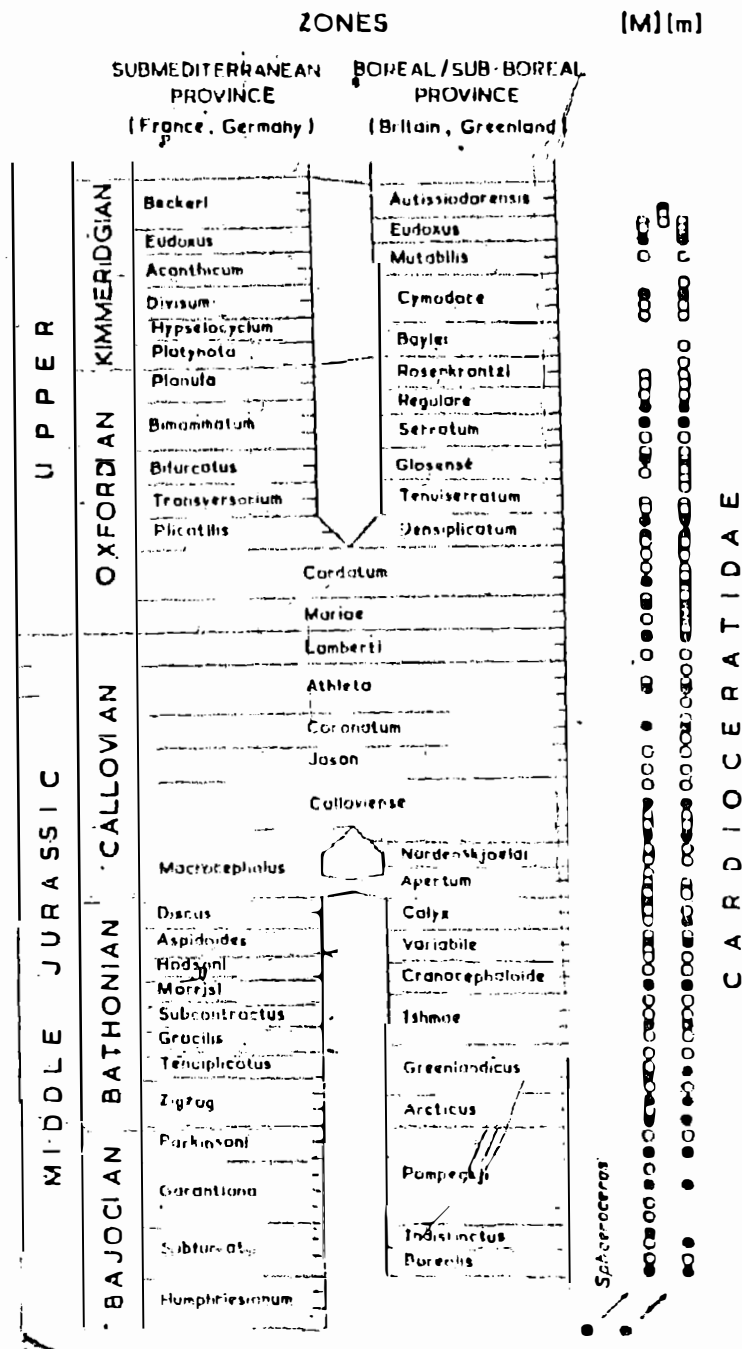


Рис.3. Фаунистические горизонты Cardioceratinae. Включены лишь

те комплексы, стратиграфическое расположение которых достаточно хорошо определено и которые достаточно многочисленны для того, чтобы можно было получить представление об изменчивости. За исключением одного комплекса в зоне *Coronatum*, все остальные происходят из района, который располагается между северо-западной Европой и шельфом Баренцева моря. Комплексы, обозначенные заливными чёрными кружками, проиллюстрированы на рисунках 4, 5 и 8. Обратите внимание на то, что фаунистические зональности для различных фаунистических провинций показаны отдельно.

Тем не менее, не многие (или даже никакие) из имеющихся коллекций по отдельным местонахождениям и горизонтам не были достаточно представительными и не могли рассматриваться как несомненно естественные, изменчивые комплексы ооидов: основные единицы эволюции - виды не были очевидными. Таким образом, таксономия Аркелла на видовом уровне была преимущественно морфологической, но значительно отличалась от более ранних попыток тем, что учитывала более разнообразные признаки. Эта таксономия включала очень важное распознавание взрослой стадии в онтогении, таким образом, что существующие перерывы в морфологическом спектре, которые мы в настоящее время объясняем диморфизмом, почти во всех случаях были установлены правильно. Тогда сложный вопрос о филетических взаимоотношениях "видов" был поднят до обсуждения классификации на более высоких, родовых уровнях. Аркелл, несомненно, признавал возможность делать выбор между двумя крайностями - "горизонтальной" или "вертикальной" классификацией (1940, стр. XXII; 1948, стр. 380-382). Тем не менее, он не смог прийти ни к какому твёрдому выводу. Видовое многообразие на каждом стратиграфическом уровне оказывалось значительным, однако, вероятно, существовал сложный "запутанный клубок" рядов поколений, которые развивались параллельно и последовательно проходили через одни и те же "степени эволюции" (1935,

стр. XX; остаточный возраст к телеологии Хайатта (благодаря Вейтеру); и завершающая фраза была отчаянной (1948, стр. 350): "Это исследование еще раз показало, как мاته иал по аммонитам, если он имеется в достаточном количестве, расстро т любую попытку классификации, какой-он "естественной" и "гармоничной" ни считал её автор".

Сам автор тоже начал изл, изть аммониты по некоторым из тех групп, которые были описаны автором, но, к счастью ему удалось обнаружить несколько временных обнажений и собрать там большие коллекции из очень четко определенных горизонтов. Наиболее знаменитый из них - это, вероятно, известняк Ламберти в Вудхэме (Аркелл, 1939), который был "набит" аммонитами; среди них преобладали *Cardioceratidae*. При таком обилии материала автор вынужден был сделать вывод противоположный выводу Аркелла. Это противоречие разрешилось, когда автор понял, что все *Cardioceratidae* на одном уровне были членами одного генетически связанного комплекса, т.е. вариантами одного вида - генетического вида или биовида. Не было это также и крайним проявлением свято чтимого деления палеонтологов на "дробителей" и "объединителей" в зависимости от их склонности. При условии, что материала достаточно, наблюдается лишь один морфологический перерыв, который делит его на диморфные компоненты макро- и микроконхов. С тех пор, как было высказано это предположение в 1963 году (стр. 48), оно подтвердилось огромным количеством материала. Большая часть этого нового материала - материал по *Cardioceratidae*. Так, по крайней мере по тридцати из первой сорока одной фауны на рис. 3, материала достаточно много - от десяти до ста и более целых взрослых особей в одном или обоих диморфах; одновидовый характер комплекса не вызывает сомнения. В интервале между зонами *Jason* и *Athleta* окаменелостей не так много, но в вышеупомянутой зоне *Lamberti* их число возрастает. Одновидовые комплексы могут также быть выделены на раз-

личных уровнях в оксфорде (Сайкс и Кэлломон, 1979, стр.858) и опять становятся невероятными в кимеридже (Биркелунд и Кэлломон, в печати; Кэлломон, 1971 в, стр.159).

Таким образом, если материала много, то одновидовые комплексы, как правило, характерны для семейства. Однако имеется ряд исключений. В зоне *Nordenfjeldi* в восточной Гренландии типичные *Cadoceras*, мало отличающиеся от встречающихся ниже и выше форм, временно получают статус меньшинства; преобладает другая группа *Cardioceratidae*, которая настолько сильно отличается по своей морфологии, что ранее была отнесена Мадсенем (1904) (см. ниже, стр.84) к перисфинктидам ? *Olcosterhanus*. Эта группа такая же диморфная и одновидовая, как и ассоциирующие с ней *Cadoceras*, но морфологически они не совпадают. Она встречается также только в Восточной Гренландии, где широко распространена на нескольких горизонтах. Отсюда следует вывод, что это - местный эндемичный элемент. И всё же, тот факт, что она также, несомненно, одновидовая, еще раз подтверждает это правило.

Можно привести некоторые примеры. В Англии и Восточной Гренландии *Cadoceras* в зоне *Calloviense* сопровождается на трёх горизонтах ещё одной кардицератидой из рода *Chamoussetia* Douvillé (рассмотрен ниже); в связи с этим видовое многообразие возрастает до двух. Примерно в то же время Русская платформа была населена ещё одной эндемичной группой, *Cadoceras virens* и *C. subpatrum* Nikitin, 1985. Судя по имеющимся в Британском музее коллекциям, представители этой группы очень редко встречались в Келловейском Камне в Уилтшире. Видовое многообразие *Cardioceratidae* на этом горизонте достигло цифры три; это - наивысшее значение, которое известно автору.

Вероятно, при выборе таксономического подхода к классификации группы *Cardioceratidae* самая безопасная рабочая гипотеза (пре-

дубождение ?) основано на предположении о том, что она моноовидовая, если нет других доказательств. В этом случае в описанных Аркеллом фаунах кораллового яруса нет ничего, что могло бы доказать несостоятельность этой гипотезы.

Следствием этих выводов является установление огромного диапазона морфологической изменчивости, который может включать оновид аммонитов. Классическим примером продолжают оставаться последовательные комплексы позднеальпских *Gastroplices*, которые так прекрасно описаны Кообаном и Рисайдом (1960). Они также моноовидовые. Имеются независимые седиментологические доказательства того, что они весьма синхронны, поскольку они были заключены в одни конкреции. Единственная таксономическая неясность возникает вследствие отсутствия каких бы то ни было признаков того, являлся ли этот материал взрослым или ювенильным, целым или фрагментарным. В связи с этим, невозможно выделить только по описаниям диморфизм, который, несомненно, существовал в группе в зрелом возрасте. Другие примеры широкой изменчивости были рассмотрены Кеннеди и Кообаном (1976, стр.38), хотя наиболее впечатляющий из них, байосские *Sonninia*, должен быть видоизменён, чтобы отвечать перечисленным выше стратиграфическим требованиям. Большинство из шестидесяти четырёх "видов", которые были повторно объединены Вестерманном (1966), собраны в однородно конденсированном слое, состоящем из трёх легко различимых фаунистических горизонтов, которые относятся к двум зонам (*Concavus*, *discites*) и были объединены под названием вида *S. adicra*. Типовая серия которого находится на другом уровне, в зоне *Ovalis*, по крайней мере еще на три фаунистических горизонта выше. В течение последующих лет стали более выраженными причины, по которым было высказано предположение (Кэллоном, 1963, стр. 36), что высокое видовое многообразие на некоторых уровнях, о котором говорил Брикманн в *Koeshosag*, может быть субъективно

наложенным артефактом, обусловленным неумением установить весь диапазон внутривидовой изменчивости. Очень жаль, что в последней переработке данных Бринкманна (Рауп и Крик, 1981) этот вопрос не только не решается, но даже не предпринимается никаких попыток сделать это.

Диапазон изменчивости аммонитового вида не был постоянным; *Cardioceratidae* также хорошо показывают, как он мог меняться. Здесь приводятся два примера: *Granocerphalites rohrbecki* (Madsen, где изменчивость незначительная (рис.4) и *Quenstedtoceras lamberti*, где она крайне велика (рис.5).

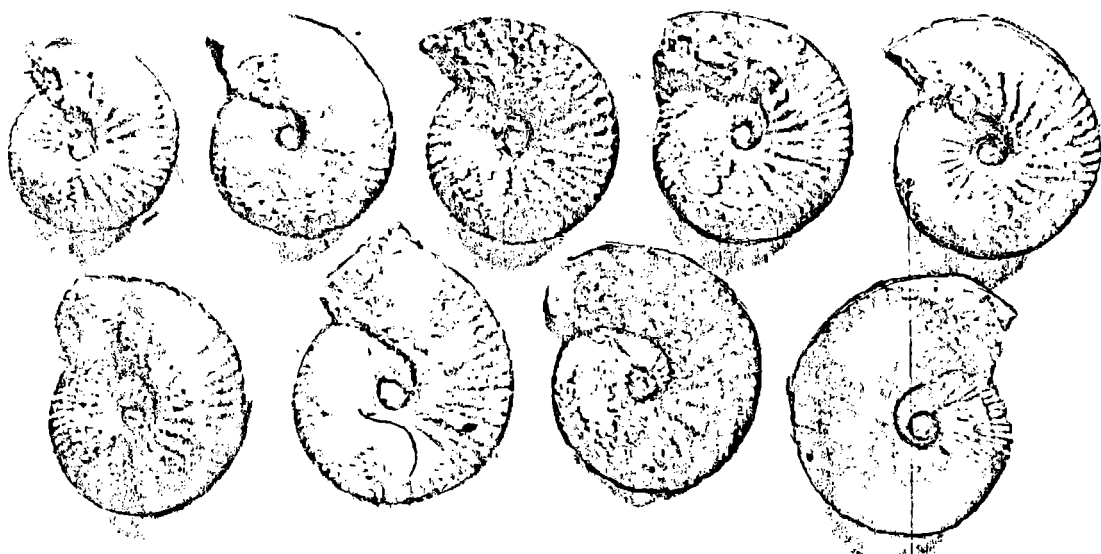


Рисунок 4. изменчивость *Granocerphalites rohrbecki*

(Madsen, 1954, вэр., включающий *G. vulgaris* Späth, 1932.

Бореальные отложения бата, зона и подзона Рошрескji, Катедрален, Джеймсон-Ланд, Восточная Гренландия; все экземпляры - взрослые макроконхы x0.50. комплекс с низкой изменчивостью.

Номенклатура.

На начальных стадиях классификация группы окаменелостей неизменно должна быть прежде всего морфологической. Коллекция особой подразделяется на подмножества по любому морфологическому признаку, который автор классификации сочтёт важным; особое внимание обычно уделяется различиям, а не общим чертам. классификация находится в аналитической фазе (Райт, 1981). Подмножества получают ранг и наименования в соответствии с правилами номенклатуры. Основная единица - типологический морфовид Линнея. по мере накопления информации, создается множество двумерных классификаций или матриц морфовидов, постепенный морфологический переход (горизонтальный) и изменение во времени (вертикальное), которые описывают всё многообразие встречающихся форм. Наступает момент, когда различия между некоторыми видами по вертикали меньше различия между другими видами по горизонтали; логично было бы показать то, что теперь рассматривается как вертикальное сходство, объединив такие виды в таксоны следующего, более высокого ранга, роды с вертикальными диапозонами. Эти критерии всё еще чисто морфологические, так что эти роды продолжают оставаться морфо- или форм- родами, и т.д. Степень роста такой традиционной вертикальной классификации, конечно, хорошо известна. число номинальных видов и более высоких таксонов, образующихся в морфологически разнообразной группе может быть значительным, и *Cardioceratinae* не представляют в этом отношении исключения. Начиная с *Ammonites coraatus lamberti*, *serratus* и четырех других форм, которые были описаны еще Совером в "Минеральной конхологии" (1813-1819), семейство увеличилось и в настоящее время включает пять подсемейств, шестьдесят один род или подрод и более 600 номинальных видов. Такая многочисленность названий рассматривается как "бремя палеонтологии", она делает неясными взаимоотношения, которые представляют истинный инте-

терес , а именно филогенетическая связь; однако, если рассматривать их просто как ярлыки для морфологических объектов, такое большое количество неизбежно.

И наоборот, горизонтальная классификация, которая рассматривает всех представителей морфологически многообразного комплекса просто как варианты одного биовида, возможно бисексуально диморфного, заменяет критерии общепринятой классификации. Такой биовидовой комплекс может иметь небольшой вертикальный диапазон во времени, или же вообще не иметь его. Любой стратиграфически смежный комплекс, который в целом можно отличить морфологически от его предшественника, претерпел ощутимые эволюционные изменения и, следовательно, представляет собой отдельную единицу, для которой нужен ярлык, независимо от того, как это будет обозначено с формальной, номенклатурной точки зрения. В горизонтальной классификации предполагаемое генетическое слияние внутри комплекса преобладает над морфологическими различиями между вариантами; и различные эволюционные изменения между стратиграфически смежными комплексами, как бы незначительны они ни были, преобладают над оставшимся морфологическим совпадением, даже если оно значительно.

Таким образом, для перехода от вертикальной классификации морфовидов и морфородов с параллельными диапазонами распространения к филогенетической классификации, основанной на последовательности горизонтальных биовидов, — переход от аналитической фазы классификации к синтетической — необходимо установить взаимоотношения между таксонами, кроме тех, которые необходимы для чисто морфологической классификации — взаимоотношения, которые становятся очевидными лишь после того, как проделана большая работа и накоплено много материала. Таким образом, вероятно, потребуется также всесторонняя и радикальная реорганизация существующей номенклатуры всё в тех же рамках "правил". При этом могут исчезнуть многие видовые названия;

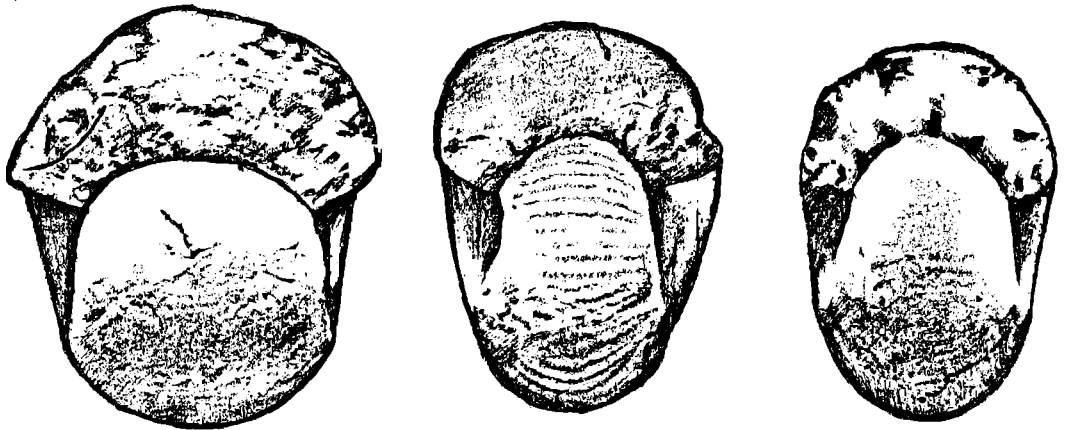
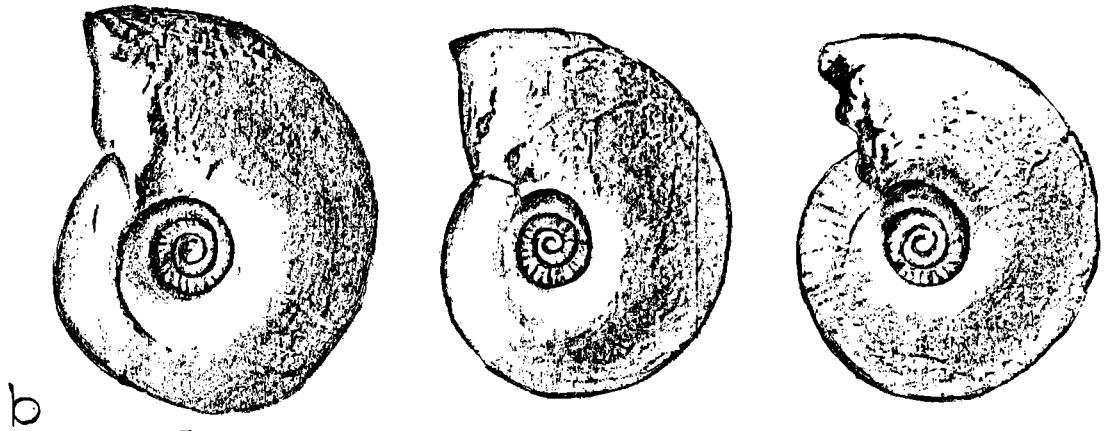
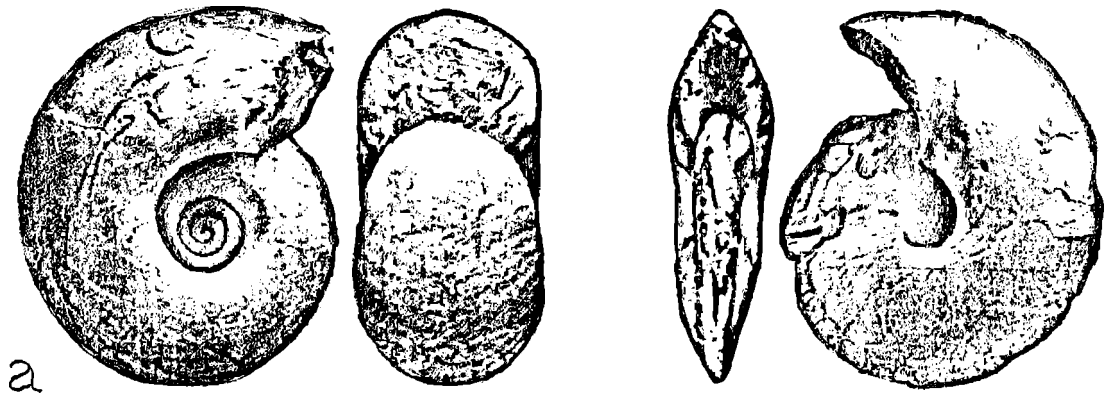
это небольшая потеря, поскольку их типы понижены до статуса инфра-
 подвидовых вариантов в пределах биовидового комплекса. С другой
 стороны, следует найти ярлыки для всех различных комплексов, ко-
 торые рассматриваются как биовидовая - "временные подвиды" Вейтера
 (1927) (" nomina nova " для "мутаций", Вагген, 1869, " под
 у Вриса, 1905), если они расположены в предполагаемой филогенетической
 последовательности - и это может вызвать проблемы и привести к
 путанице. Ярлыки должны принять форму " *binomina* " линии и
 выбираться, насколько это возможно, среди названий существующих
 номинальных видов в соответствии с приоритетом и "правилами", как
 и при любой другой попытке повторной классификации. Если местонахо-
 ждение, горизонт и, следовательно, комплекс типа существующего
 номинального вида точно известны, в этом случае наименование ком-
 плекса (биовида по названию вида решает проблему).

Однако чаще горизонты существующих номинальных видов, опреде-
 ляемые по их типам, точно не известны; или же выделяются комплек-
 сы, виды которых ещё не названы. Иногда в таких случаях для не-
 скольких последовательных временных подвидов использовалось су-
 ществующее видовое название и выделялись уровни в пределах стра-
 тиграфического диапазона на основании дополнительных видовых при-
 лагательных, т.е. переходные формы поднимались до ранга хроноло-
 гических подвидов (см., например, классификацию *Kosmoseras*,
 предложенную Бринкманном (1929). Однако автор полагает, что по-
 добной методики следует избегать. Как отмечал Силвестер-Брэдли
 (1951, стр.92), на практике никогда не удастся точно различить по
 ископаемым остаткам географические и хронологические подвиды.
 Первые имеют точное преимущественно объективное, палеонтологичес-
 кое определение, тогда как последние могут быть только субъектив-
 ными, как и в общепринятой классификации. Однако при обсуждении
 типов эволюции, очень важно их различать, как только понятие хро-

новиды вводятся в какой-бы то ни было форме, возникает потребность в понятии "псевдовидов" на субъективно установленном переходе между хроновидами и искушение рассмотреть определённую таким образом продолжительность существования хроновида как какую-то естественную объективную меру скоростей эволюции, этикетирование последовательных временных подвидов может проводиться под одним и тем же видовым названием просто путём добавления ещё какого-нибудь не-линейного условного обозначения, как например, α , β , γ ...; или как это делал Корбан (1969), который этикетировал шість северо-американских временных подвидов *Scaphites* как *S. leei* Reeside I-III и *S. hippocrepis* DeKay I-III.

Если высказанное выше предположение, ^{что} эволюция *Cardioceraticae* была, за незначительным исключением, монофилетической, правильно, то необходимость в нескольких названиях группы родов или группы семейств представляющих основной ряд поколений, строго говоря, исчезнет: род *Cardioceras*, который представлен последовательными оновидовыми временными подвидами на рисунке 3 (по одному Линнееву видовому названию на каждый уровень) отразит всё это. Однако на практике всегда возникает потребность в лёгком, стенографическом методе описания форм со своеобразной морфологией, например, при сравнении нового материала с уже описанным. В связи с этим, удобно неофициально сохранить историческую классификацию, которая включает популярное и часто глубоко укоренившееся понятие о группе. В этом случае может возникнуть необходимость различать использование одного и того же линнеева названия в двух различных значениях, например, оновид *Q. lamberti* (J. Sowerby, 1819), который включает все формы, изображенные на рисунке 5, и морфовид *Q. lamberti*, который следует отличать от *Q. sutherlandiae*, *Q. henrici*, *Q. grande*, etc., auctt., других представителей оновидов *Q. lamberti* "правила" не предлагает нам удобного меха-

низма для формального описания подобных различий, за исключением неусудной методики понижения написания названий в полной инфранодвидовой форме, а именно: *Q. lamberti* var. *sutnerlandiae*, *Q. lamberti* var. *lenrici*, etc. Однако, на практике, при использовании смешанной номенклатуры не возникает особой путаницы, поскольку смысл ясен из контекста. Использование названия в значении синонима, вероятно будет гораздо более редким, и для того, чтобы просто это подчеркнуть, где это необходимо, следует за названием формы добавлять "var.", поскольку в открытой номенклатуре таксоны уже часто называют "sp." или "spp.". Аналогичные замечания могут быть сделаны и для названий группы рода: просто и удобно использовать названия *Sadoceras* и *Quenstedtoceras*, а также *Cardioceras*, даже если границы между ними абсолютно произвольные. Однако при подобном использовании они не имеют никакого эволюционного значения.



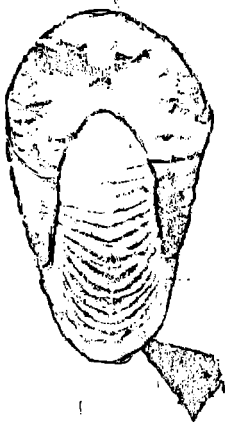
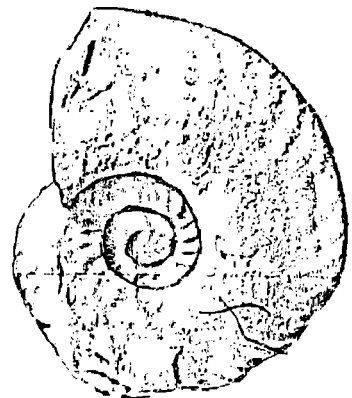
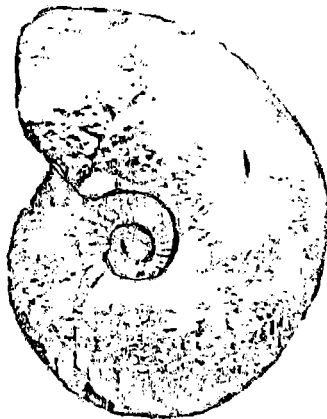
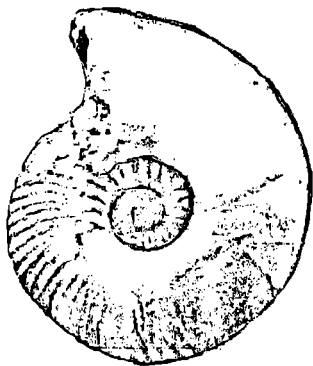


Рисунок 5.. Изменчивость *Quenstedtoceras lamberti* (J. Sowerby, 1819) Вар. Верхний келловей, зона и подзона *Lamberti*, Вудхэм, Англия; комплекс с высокой изменчивостью.

а, морфологические конечные формы по выпуклости раковины, *Q.* (*Eboraciceras*) *grande* Arkell, 1939 (выпуклая); *Q.* (*Lamberticeras*) *lamberti* (Sowerby, 1819) (сжатая). Целые зрелые макроконхи, х 0.25,

в, полный диапазон с промежуточными вариантами, включая *Q.* (*E*) *cadiforme* Buckman, 1923, *Ordinarium* (Leckenby, 1859), *subordinarium* Buckman, 1920, *dis simile* (Brown, 1849), *henrici* Douvillé, 1972. Вторая серия по степени свернутости раковины пойдёт от *Q. lamberti* через *Q.* (*Proviceras*) *gregarium* (Leckenby, 1859) к *Q.* (*E*) *sutherlandiae* (J. de C. Sowerby, 1827). Все они целые взрослые фрагменты, в ряде случаев с зарождающимися жилыми камерами, х 0.50. Микроконхи варьируют от *Q.* (*L.*) *flexicostatum* (Phillips, 1829) до *Q.* (*Quenstedtoceras*) *leachi* (J. Sowerby, 1819) (не показан).

Биогеография.

Биогеография играет решающую роль при рассмотрении путей эволюции. Связаны ли два последовательных комплекса ископаемых на одном местонахождении линейным происхождением, или же они иммигранты, центр эволюции которых находится где-то в другом месте? Отличаются ли два комплекса ископаемых на двух местонахождениях на некотором расстоянии друг от друга незначительно в связи с тем, что они имеют незначительные различия в возрасте, или же они представляют собой одновременно существующие географические подвиды?

За исходный пункт мы можем принять некоторые из тех категорий, которые рассматривают Кеннеди и Кооэн (1976) в своём прекрасном обзоре биогеографии аммонитов. Необходимо различать те местонахож-

дения, где в настоящее время находят ископаемые раковины и район, в котором они обитали, росли и, следовательно, развивались. Мы наблюдаем первое и пытаемся сделать вывод о втором. Кеннеди и Кообан различали пять возможных типов распределения: (1) пандемический; (2) широко ограниченный; (3) эндемичный и провинциальный; (4) дизъюнктивный; и (5) помертвый.

Распределение. Распределение *Cardioceratinae* соответствует пунктам (2) и (3). Это семейство было приурочено к циркумполярным районам в северном полушарии и являлось одним из главных фаунистических элементов, характеризующих Бореальную область. Климатические границы его распространения широко варьировали во времени и пространстве. Они показаны на двух палеогеографических картах на рисунке 6: во время максимальной ограниченности (6а) примерно в нижнем-среднем бате; и во время максимального распространения (6в) в верхнем оксфорде - на пике Бореального распространения (Boreal Spread) по Аркеллу (1956).

Эти границы могут быть очень резкими. Иногда их можно объяснить существованием определенных физических барьеров. Таким образом, основным фактором, ограничивающим *Cardioceratinae* относительно небольшим участком, показанным на рис. 6а, была почти абсолютная ограниченность суши Бореального моря в бате. Батские аммониты, например, в Восточной Гренландии и на юге Британии, не имеют ни одного общего элемента, в связи с чем проводить корреляции всё ещё невозможно (см. нижнюю треть рисунка 5). Арктические формы прослеживались вниз по проливу викинг между Норвегией и Гренландией до грабена викинг в северной части Северного моря примерно до точки в 170 км к юго-востоку от Шетландских островов (Кэлломон, 1976, 1979). Таким образом, они находятся в 1000 км от ближайших европейских - Детических фаун на юге Англии, от которых они тогда еще были отделены местным барьером, представленным в настоящее вре-

мя солоноватоводными или морскими осадками. В других районах эти границы могли быть такими же резкими в шельфовых морях, которые, как известно, не содержали других батиметрических барьеров. Переход от фаунистического господства к незначительным количествам мог осуществиться на расстоянии от 500 до 1000 км; например, в верхнем оате, между Северным Юконом и полуостровом Аляска (Калломон, 1984в); в нижнем келловее - между Нормандией и Аквитанским Бассейном (см. Кариу, 1980); в верхнем оксфорде - между Англией и Парижским Бассейном; в нижнем кимэридже - между Шотландией и восточной Англией. И наоборот, в Бореальной области, сходные, если не идентичные, фауны можно устанавливать на очень больших расстояниях. Так, самые ранние *Cardioceratidae* зоны *Borealis*, весьма характерные *Cranocerphalites borealis*, были обнаружены в центральной части Восточной Гренландии, на севере Юкона, в районе Анабара на севере Сибири - треугольники со сторонами 5 000 км, тогда как такие же характерные формы, близкие к *Cardioceras martini* Keeside из нижнеоксфордской зоны *Corbiat* и др., встречаются в Британии, Франции на юг до Ардеша, в Швейцарии, Польше, Литве, Московском и Волжском бассейнах, Закаспийском Туркменистане, в районе Анабара на севере Сибири, на Земле Франца Иосифа, в Канадском Арктическом архипелаге, на полуострове Аляска, в Британской Колумбии, Орегоне и Вайоминге, на расстояниях более 10 000 км.

По мере того, как *Cardioceratidae* распространялись на юг, другие группы распространялись на север. Примерно, начиная с келловеев до времени их вымирания в кимэридже, *Cardioceratidae* частично совпадали с другими группами в широком круге в связи с чем Бореальная область подразделилась на несколько сменяющих более ограниченных районов или провинций (см. например, Байкс и Калломон (1979) - верхний оксфорд). Эти группы включали *Cosmoceratidae* в верхнем оате и келловее и ветвь *Perisporinotidae*

в оксфорде, которые впоследствии стали *Aulacosternanidae* в киммеридже. Несмотря на то, что многие из этих субполярных провинций временами достигали очень высоких широт, они редко проникали в самые внутренние полярные районы, и, таким образом, там сохранилась ограниченная бореальная провинция, примерные масштабы которой показаны на рис. 6а, где неизменно господствовали *Cardioceratidae* на протяжении всей их филогонии.

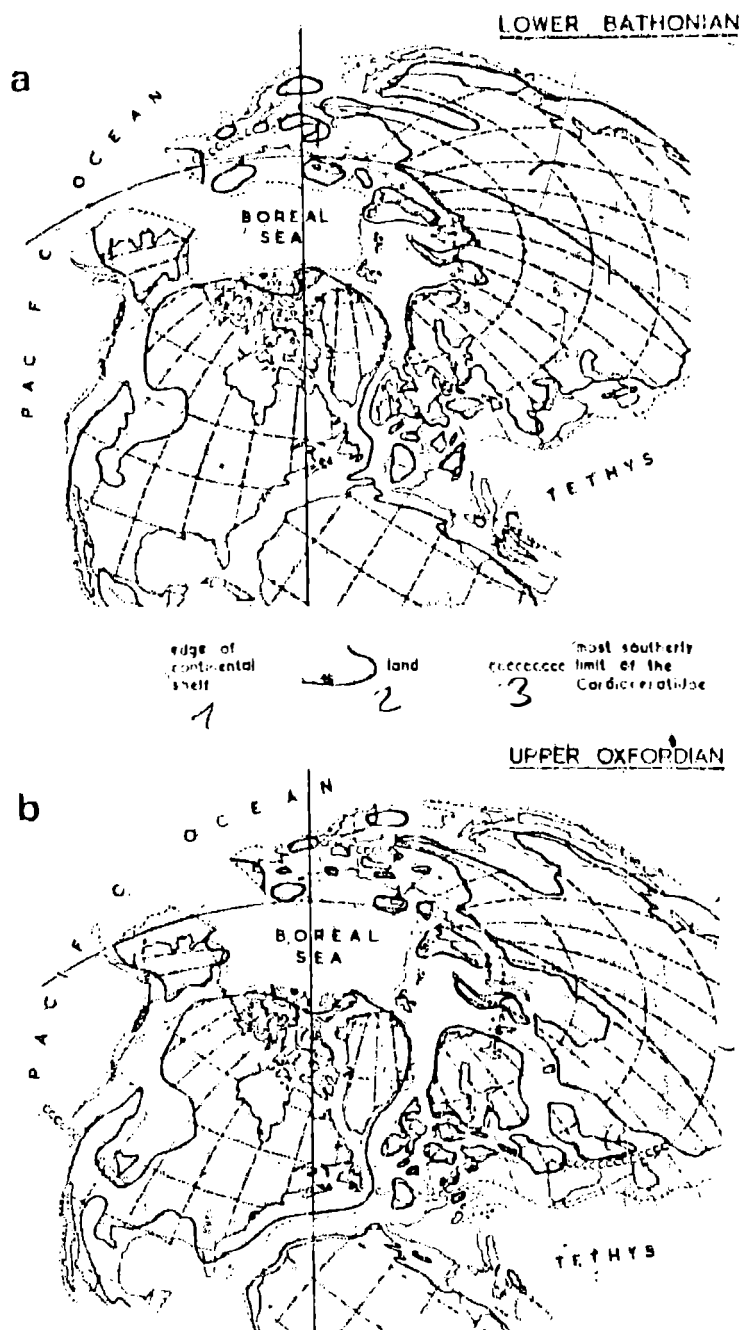


Рис. 6. Палеобиогеографические карты распределения *Cardiosceratidae*, а, нижний бат; в, верхний оксфорд. Континентальные реконструкции по Смит и Брайдену (1977) видоизменены. Распределение суши и морей вокруг Берингова пролива точно не установлено; необходимы удовлетворительные микроконтинентальные реконструкции северо-восточной части Сибири. Нет никаких положительных данных о присутствии какого-либо океанического бассейна в юрском Беринговом море.

1 - край континентального шельфа.

2 - суша

3 - самая южная граница *Cardiosceratidae*.

Место обитания Большинство аммонитов, если не все они, были свободно плавающими в течение большей части своего жизненного цикла; ископаемые, которые являются единственным источником информации для нас, представляют собой остатки очень эффективных аппаратов плавучести. Связь между средой обитания и распределением ископаемых могла, таким образом, стать неясной, как под воздействием путей миграции живущих животных, так и вследствие постмертного распространения пустых раковин (категория (5) выше). И наоборот, для определения местонахождения центров эволюции по наблюдаемому распределению окаменелостей требуется дополнительная информация. В самом начале трудно судить о том, насколько важным является отличие. Аналогия с живущими *Nautilus* позволяет предполагать, что амплитуды миграции могли быть небольшими, но постмертное распространение могло быть значительным. Тот факт, что крайние точки распространения *Nautilus* от их "дома" на Филиппинах, которые, как было заявлено однажды, объясняют наблюдаемое распространение раковин, постоянно опровергаются открытием широко распространен-

ных живущих популяций, например, у берегов Бирмы, Японии и юго-западной Австралии, просто усиливает потребность, хотя бы рассмотреть эту проблему более детально. У других живущих цефалопод, главным образом кальмаров, наблюдается обратное: амплитуды миграции в течение жизни могут быть значительными, несомненно порядка 1000 км, тогда как посмертные остатки концентрируются в очень ограниченных зонах размножения и вымирания в мелководной среде. И наконец, существуют цефалоподы, которые являются полностью пелагическими и обитают в открытом океане; в этом смысле различие между океаном и морями прежде всего не физическое - батиметрическое, а историческое - трофическая среда - пищевые цепи, характерные для океанических течений. Общее многообразие аммонитов свидетельствует о том, что они сами по себе могли охватывать весь спектр мест обитания, который характерен для живущих цефалопод. Несомненно, распределение самой крупной группы, попадающей в категорию (1) по Кеннеди и Роббану - пандемическая - *Phyllocerataceae* и многих *Lytocerataceae* - проще всего объяснить с точки зрения пелагического, океанического места обитания (эта точка зрения была уже, очевидно, высказана Никитиным и Ромерскай-Тесте Зельфельд. 1924, стр.4, и была далее развита и проиллюстрирована графическими примерами в работе Кэлломона (1984в)

К счастью, по многим группам аммонитов, включая *Saundersiidae* в основном имеется дополнительная информация (см. Кэлломон, 1963, стр.26). Она заключается в составе комплексов ископаемых остатков. В самой яркой форме она проявляется в следующих наблюдениях.

а) Относительная распространенность: аммониты обычно встречаются в слое или последовательности слоев, которые незначительно сжаты, в вышеупомянутом смысле.

б) Преобладание: не считая следов окаменелостей аммониты количественно превосходят все другие группы макрофоссилий, напри-

мер, двустворки; а среди аммонитов господствует одна группа.

в) Сохранность: большинство раковин не разрушено, а значительная часть сохраняет крупные апертурные структуры, такие как латеральные ушки (выросты) или вентральные ростры.

г) Зрелость: комплекс состоит почти исключительно из взрослых особей ("нормальная фауна" в значении Кэлломона, 1963).

д) Половая обособленность: соотношение полов может быть значительно поляризованным в направлении либо диморфа, либо макроконха, либо микроконха. Известны примеры, когда поляризация может быть почти полной (Кэлломон, 1981, стр.261).

е) Видовое многообразие: оно рассматривалось выше, и был сделан вывод, что многие, а возможно, и все аммонитовые комплексы рассматриваемого типа были генетически одновидовыми.

ж) Географический застой: комплексы аммонитов соответствующие (а) (б) не просто однократно встречаются в одном районе на одном стратиграфическом уровне, а встречаются в последовательности фаунистических горизонтов в этом районе - горизонтов в том значении, в котором они уже обсуждались, уровней, для которых характерны морфологически различные комплексы, отражающие эволюционные изменения.

Комплексы, сочетающие признаки (а)-(б), являются в различной степени сходными; они почти всегда встречаются в рядках эпиконтинентальных морей от небольшой до умеренной глубины, которые так широко распространены в юре. Они включают большинство знаменитых цефалоподовых слоев Нижнего Оболита в

других примеров, которые слишком многочисленны, чтобы их перечислять, от лейаса (см. Ховарт, 1973) до альба (например, Кемпер, 1962, стр.56; см. также примеры, приведенные Кеннеди и Кообоаном, 1976, стр.32) любой из них факторов сам по себе можно было бы оставить без дальнейших комментариев, по сочетание нескольких из

них, или всех в остатках того, что некогда было нектонными организмами, может иметь лишь особое объяснение, основой которого является жизненный цикл животных. Наблюдения будут последовательными только при таком образе жизни, когда аммониты, как и многие другие современные цефалоподы, являются стадными; они подвергались некоторой миграции во время роста, временами, по крайней мере, с частичным обособлением полов; и были связаны с хорошо определенными географическими относительно мелководными районами, где происходило размножение, "наезд" и вымирание (по крайней мере, сажмон - макроконхов), где мы находим их в настоящее время (Кэлломон, 1981, стр.262).

дело в том, что во всем районе распространения ископаемых более ограниченные участки, где их комплексы находятся в соответствии с факторами (а) - (в), находились в зонах размножения или не- вдалеке от них и, следовательно, в любой момент могли стать активными центрами эволюции. Если теперь к этим мгновенным факторам в одном районе доавится признак (ж), географический застой на последовательных горизонтах и в периоде времени, то перорасчитает в уверенность предположению о том, что этот район представлял собой фиксированный центр эволюции сегмента целого ряда поколений - рода семейства или другого надвидового таксона классификации. Самый известный пример такого ряда поколений, который соответствует всем вышеперечисленным факторам, это, вероятно, последовательность *Kovshovetia* в Питерборо, предложенная Бринкманном. (и наоборот, известно мало (если вообще вообще имеется) подобных комплексов юрских *Nautilidae*).

Для того, чтобы подчеркнуть эти моменты, и предлагаю ввести новый термин. прилагательное "эндемичный", применяемое для характеристики типов распределения ископаемых, было заимствовано из не- онтологии и обычно обозначает целый участок, хотя и ограниченный

географически, где в настоящее время обнаружен вид или вышние таксоны ископаемых, независимо от смысла, в котором определяются таксоны. Определение района, в котором "вид" или "род" был эндемичным, само по себе не показывает в пределах этого района места любой развивающейся единицы, биовида, географического биоповида, расы, или любой другой единицы, которую мы употребляем при обсуждении проблемы видообразования. Как я уже отмечал, "истинный дом" аммонитов может во многих случаях быть надёжно определен, как на изолированных горизонтах, так и в течение различных периодов времени. В связи с этим, полезно было бы сослаться на район, где, вероятно, обитали и размножались биовиды аммонитов, в соответствии с факторами (а)-(е), и район, где развивалась последовательность биовидов, образующих ряд поколений, (ж), как районы, где (оно)-вид и (дило)-род были эндемичны.

Районы, где *Cardioceratidae* были эндемичными, могут быть определены на большинстве горизонтов, указанных на рис. 3, т.е. в течение большей части периода существования ряда поколений. Где когда, - это будет указано в последующем историческом сообщении.

История эволюции.

Последовательность *Cardioceratidae* проиллюстрирована на рисунке 8; образцы взяты на уровнях, которые показаны заштрихованными чёрными кружками на рис. 3. Один макро- и один микроконх показаны, где это возможно, но в ряде случаев обособления настолько сильно, что хорошие взрослые экземпляры с целыми жилими камерами не встречаются. За редким исключением, весь материал представляет эндемичные комплексы, собранные в районе между южной Британией и Шпицбергом.

Происхождение. Заполнение семейства резко определяется почти мгновенной колонизацией Бореального моря, протяжённость которого в то время была почти такой, как показано на рис. 3а. За ней послед-

довал продолжительный период в течение которого аммонитов там не было. Едва различные комплексы самой ранней формы, *Oranocerpalites borealis* (Spath), были обнаружены в трёх отдалённых один от другого районах, о которых уже говорилось выше: на севере Иконэ и в прилегающих горах Ричардсон (Фреболд, 1961, как *S. borealis* и *S. warreni* nov.) (эндемичный, критерии (б) - (в)), в районе Анабара на севере Сибири (Воронец, 1962, как *Xenocerpalites kononovae*, *Morrisceras* (sic) *sibiricum*, *laptinskayae* nov., и Меледина, 1967, как *Pseudocerpalites pseudoborealis* nov.) и в центральной части Восточной Гренландии (Спэт, 1932; Донован, 1953, как *Arctocerpalites kosci* nov. и Кэлломон, 1959) (эндемичный, все критерии: соотношение полов не менее 20:1 в пользу макроконх - рис. 7в, 8а). На Иконэ последним предыдущим аммонитом был *Arkelloceras* из нижнего сабоса, возраст зоны *Sauzei*. На севере Сибири это, оказывается, был поздний *Pseudolloceras* верхнего аалена; нигде ни в проливе Вики, ни на Баренцовом шельфе не обнаружено никаких ископаемых моложе тоарского возраста. И всё же, присутствуют осадки промежуточных периодов, часто с характерными двусторонними, в частности, иноцерамами. Откуда же в этом случае поступили эти внедряющиеся

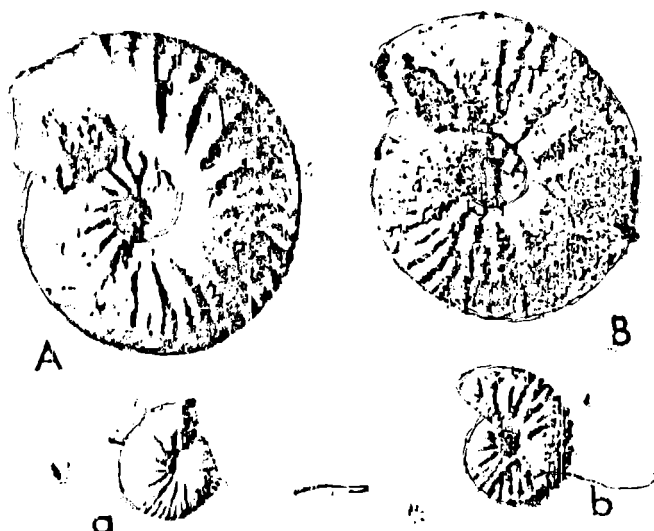


Рис. 7. Самые ранние кардиоцератида и их возможные предки.

A. a - *Sphaeroceras* (*Defonticeras*) *oblatus* (Whiteaves), зона *Oblatus* (эквивалентная верхней зоне *Humphriesianum* Европейского стандарта), Канада. A - макроконх, Альберта, изображенный в работе Холла и Вестерманна (1980, табл. I4, рис. 3a, в; a - микроконх, острова Королевы Шарлотты, та же работа рис. 8. B, в - *Granoceras* *borealis* (Spath), зона *Borealis* Восточная Гренландия. B - макроконх, с более сильно ребристостью, чем обычно; ребристость сохраняется на зрелой жилой камере; в - микроконх, типичный - обратите внимание на то, что ребра гораздо более стёртые и крупнее, чем у *S. defontii*. Все из коллекции Дж. Х. Кэлломона (уменьшено x 0.75).

Непосредственные предшественники *C. borealis* могут быть достоверно установлены в подроде *Defonticeras* (*Sphaeroceras*), которые эндемичны для северо-востока Пацифики и в настоящее время встречаются в Кордильерах от полуострова Аляска до Орегона и в Скалистых горах в Альберте и Монтане (см. описание и стратиграфию в работе Холла и Вестерманна, 1980; и обзор систематики в работе Кэлломона, 1984 в) типичная пара сравнивается с *C. borealis* на рис. 7. Для тихоокеанских форм характерен некоторый стратиграфический диапазон, так как могут быть выделены по крайней мере три фаунистических горизонта; несмотря на то, что они еще не обнаружены в концентрированных слоях с цефалоподами, как например, свои с *C. borealis* в Восточной Гренландии, общее впечатление таково, что, по крайней мере в какой-то части района, они были эндемичными. Они обычно ассоциируют с типичными палеонемическими *Stephanoceras* зоны *Humphriesianum*, так что их возраст точно установлен. Они отличаются от их Европейских "двойников", включая *Sphaeroceras* (ss. (включая *Chondroceras* auctt.) незначительными, но вполне последовательными и легко распознаваемыми деталями стилий ребристости, и, возможно, были лишь географическими подвидами в кра-

52)
них точках распределения от Западного Тетиса на восток вдоль и
через северные шельфовые моря Пацифики. Следовательно, вход в
Бореальное море должен был находиться где-то в районе Берингова
пролива, возможно, располагаясь вдоль коридора, который ведёт
в Юкон, как показано на рис. 6а, хотя палеогеографические рекон-
струкции в этой части света всё ещё по необходимости более гипо-
тетические, чем обычно (включая массив суши, покрывающий, как по-
казано, большую часть Аляски, которой вообще могло там не быть).
Значительное общее сходство между *Defonticeras* зоны *Hump-*
riesianum и *Cranocerhalites borealis* позволяет предпола-
гать, что различие в возрасте между ними не могло быть большим,
т.е. что возраст последних и, следовательно, корни *Cardiocera-*
tidae находятся в начале позднего байоса. Это — единственная
возможность определить возраст, поскольку, как показано на рис. 5,
прямые корреляции до сих пор невозможны.

Байос-бат. после своего возникновения *Cardioceratidae*
продолжали развиваться в изоляции в Бореальном море. До кемловя
последовательность лучше всего развита на Джамсон-Ланд (восточная
Гренландия); она представлена примерно тридцатью фаунистическими
горизонтами, в каждом из которых комплексы были по всем критериям,
несомненно, эндемичными, особенно выражено преобладание макрокон-
хов. Материал, который можно было бы собрать на некоторых уровнях
почти безграничен; он проиллюстрирован на знаменитой фототипии
Розенкранца (1929, стр. 146) с подписью: "на переднем плане тыся-
чи аммонитов рассыпаны по земле"

Первые морфологические изменения, которые произошли, увели от
сфероконического навивания оборотов у *Sphaeroceras*
S. borealis к более эволютным раковинам с округлыми оборотами
(рис. 8 в-с) у *Cranocerhalites* как наиболее типичных форм. При-
тупленная ребристость сохранилась на жилых камерах, но ребристости

на внутренних оборотах была преобразована протерогенезисом (первое появление новых признаков на ранних стадиях онтогении) и постепенно становилась более тонкой, густой и резкой. Шесть фаун в зоне *Родрескji* особенно наглядно это иллюстрируют, поскольку они показывают, что эволюционный "прогресс" никоим образом не был прямолинейным: было много шагов назад и вперед в корреляции признаков. Так, наблюдается сильный гомеоморфизм в общей форме раковин между первой и пятой из фаун (рис. 4) и между второй и шестой, но третья (8с) и четвертая выражены четко. Морфологическая изменчивость стала совсем низкой (рис. 4), особенно что касается толщины оборотов при значении около 50% от диаметра оборотов. Комплексы, весьма сходны с некоторыми комплексами Гренландии, частично, вероятно, идентичные, также встречаются в Канадском арктическом архипелаге (Фреболд, 1958) и на севере Сибири (Меледина, 1973).

Следующее значительное изменение произошло в зоне *Arcticus*; преобразование теперь происходило на взрослых стадиях онтогении, т.е. обратное протерогенезису. Макроконхов раковины стали преимущественно сжатыми, с дугообразным внешним краем и абсолютно гладкой жилой камерой (рис. 8в, н). Это - характеристики морфорода *Arctocerhalites* Spath, 1928. микроконхи (8в, ф) приобрели морфологию, которая должна была оставаться почти неизменной до кровли келловей и обычно охватывалась традиционным названием *Pseudosaccolites* Buckman, 1918. В то же самое время, наблюдался огромный диапазон изменчивости в выпуклости раковины взрослого макроконха. Так, в первом из комплексов, самом *A. arcticus* (рис. 8в), наблюдается непрерывный диапазон между *A. elegans* Spath (1932, табл. 10, рис. 4), около 55%, и *A. sphaericus* Spath (1932, табл. 17, рис. 1) - до 85%. Однако распределение не симметричное; преобладают сжатые формы. Все другие признаки также очень изменчивы, и наблюдается значительное морфологическое сов-

падение с предками из *Granocerhalites*, кроме Гренландии, богатые фауны *Arctocerhalites* обнаружены на Земле Франца Иосифа (типовой район *A. arcticus*) и на Юконе (Паултон, 1984).

Признаки *Arctocerhalites* медленно преобразовывались в признаки *Arcticoceras* Spath, 1924: в зоне *Ischmae* (рис. 8н) это выражалось в заострении внешнего края раковины с четко выраженным направленным вперед выступом и более четкой ребристости, у некоторых особей почти до остроты карины. Если бы последующая история развития была известна, у нас было бы искушение различать здесь пророческого предшественника самого *Cardioceras*. Максимальные диаметры увеличиваются, но высокая изменчивость в выпуклости осталась прежней с меньшинством сфероконов на каждом уровне. Площадь распределения несколько увеличилась; *A. ischmae* появился также в трансгрессивных осадках Печорского бассейна на севере СССР (Кейзерлинг, 1846; см. лектотип, повторно изображенный в работе Сакса (ред.) (1976, табл. 9, рис. I) и в низовьях р. Лена (Меладина, 1977).

В зоне *Granocerhaloide* произошли значительные изменения в направлении эволюции *Cardioceratinae* (рис. 8I; см. Приложение). Форма раковин стала эволютной и обороты опять стали круглыми, максимальные диаметры уменьшились, а ребристость сохранилась на жилах камерах; все они напоминают *Granocerhalites*.

Удивительно, что диапазон изменчивости сузился почти для всех признаков (см. Биркехунд и Перч-Нильсон, 1976, стр. 304) и после этого сохранился таким до кровли среднего келловоя. В зоне *Variabile* произошли дальнейшие изменения, опять на разных стадиях онтогенеза. Форма раковины стала эволютной, а обороты выпуклыми на внешних оборотах, и глубокий открытый пупок приобрел крутые края с острыми концами — родовые признаки *Cadoceras* Fischer, 1882.

C. variabile (рис. 8у) сохраняет многие признаки *Arcticoceras*

на внутренних оборотах, но в зоне *Calyx* (рис. 8к) переход к *Cadoceras* осуществляется полностью. Различные комплексы таких ранних форм *Cadoceras* также обнаружены на далеко отстоящих друг от друга, разбросанных местонахождениях в других районах; включая район Лены-Анабара на севере Сибири, Канадский Арктический архипелаг и северный юкон, где, по крайней мере, один из них, *C. barnstoni* (мик, 1859) был эдвиничный (Паултон, 1984). Редкие представители были также обнаружены на юге — до залива Кука на юге Аляски (*C. moffitti* Imray, Кэлломон, 1984 и).

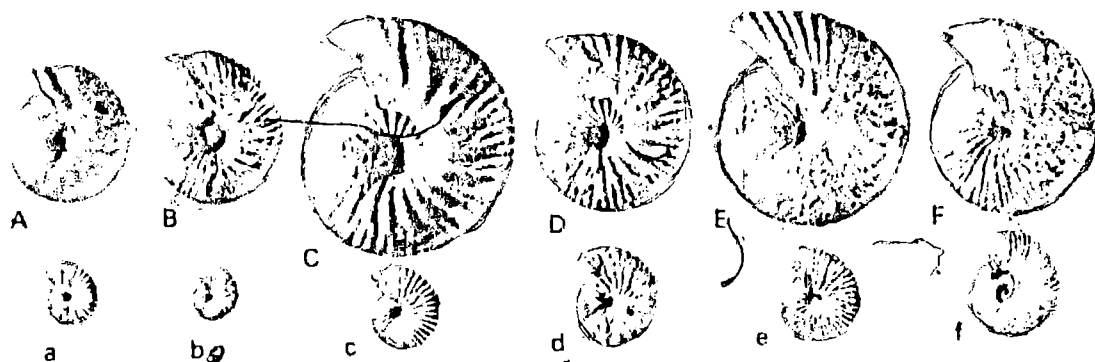


Рис. 8. Иллюстрации *Cardioceratidae*, собранных на уровнях, которые на рис. 3 обозначены заштрихованными черными кругами. Заглавные буквы — макроконхи, прописные буквы — микроконхи. Целые взрослые особи, за исключением тех случаев, когда указано обратное. Все снимки сделаны со слепков, $\times 0.33$.

(I) Байос-оат

A, a — *Granoscerpalites borealis* (Spath); топотипы, зона *borealis*, Джеймсон-ланд, Восточная Гренландия.

B, b — *C. indistinctus* Callomon (1959), голо- и топотипы, зона *indistinctus*, тот же район.

C, c — *Granoscerpalites* sp. nov. A; средняя зона Рошрескji, тот же район (см. также Кэлломон, 1976).

Д, d - *C. rosmerschjii* (Madsen) ; топотипы, зона *rosmerschjii*, тот же район (см. также рис. 4).

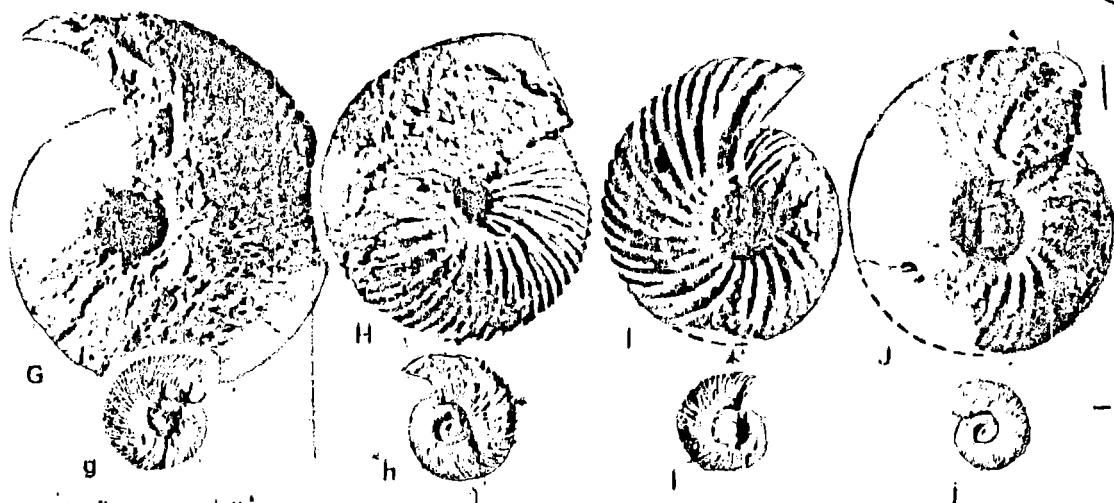
Е, e - *Arctoscerhalites arcticus* (Ньютон и Тилл); нижняя зона *Arcticus*, Джеймсон - лэнд.

Ф, f - *Arctoscerhalites* sp., nov. sp.; верхняя зона *Arcticus*, тот же район.

В зоне *Stenoserhaloidea* в некоторых частях Бореального моря появляется вторая, но внешне родственная группа аммонитов - род *Kerplerites* из семейства *Kosmosceratidae* (см. рис. I). Он появился внезапно в Восточной Гренландии, в основании зоны как первый из последовательности эудемичных комплексов, стратиграфический диапазон которых параллелен *Cardiosceratidae* до верхнего келловая. На некоторых уровнях оба семейства встречаются вместе в одном слое в сходных количествах; на других, одно из этих двух семейств встречается, а другого фактического нет. Таким образом, эти два семейства могли сосуществовать эудемично в одном и том же районе; но общее распределение *Cardiosceratidae* и *Kosmosceratidae* было абсолютно различным. В верхнем оате *Kosmosceratidae* были распространены от Западных внутренних областей в Северной Америке на север до Юкона; и от Восточной Гренландии на север до Шпицбергена. И всё же, они не проникали внутрь Бореального моря и были неизвестны ни в Канадском арктическом архипелаге, ни на севере Сибири. Их андеизм, таким образом, определял отдельную и разобщенную суб-Бореальную провинцию в Бореальной области. Как две части провинции соединялись друг с другом (а они, несомненно, соединялись), неясно, если исходить из современного распределения ископаемых остатков. Существует ещё одно указание на то, насколько важна была миграция в течение жизненного цикла, вдоль путей, которые оставляют мало следов в ископаемом материале.

Более того, *Kerplërites* могли мигрировать по некоторым путям, по которым не мигрировали *Cardioseraticidae*. К. *kerpleri* (Orpel) удалось проникнуть вдоль единственно возможного коридора в северо-западную кромку через северное море, как только оно открылось в самом начале келловоя; они появились на единственном горизонте в верхнем корифаше в Англии и в Оолите с макроцефалитами в Швабии (Калломон, 1959, 1984 и). и наоборот, эта взаимосвязь предоставила первую возможность корреляции Бореально-го и Татического разрыва с аалена и, следовательно, возможность определения границы бате и келловоя во всей Арктике.

Келловей. В раннем келловее началось "Бореальное распространение" по Аркеллу - общее расширение по направлению к югу границ распространения *Cardioseraticidae*. В этой части происходило просто заселение уже существовавших морей, как в Северной Америке. В других районах в нижнем келловее произошла морская трансгрессия над ранее существовавшей сушей, как на Русской платформе. В Гренландии изменение режима осадконакопления снизило качество ископаемого материала; пришлось свести воедино всю информацию по более отдалённым друг от друга местонахождениям. Произошли первые чётко различимые филогенетические подразделения в пределах семейства.



ПЛАТ-FIG. 8, continued (H)

продолжение (П)

Spath,

G, g - *Arctoscerhalites greenlandicus* топотипы, зона *Greenlandicus* Джеймсон-Ланд.

H, h - *Arctoscerhalites ishnae* (Kerznerling); средняя зона *Ishnae*, тот же район. ([M] - это взрослая особь, но не целая; лишь последняя четверть оборота - это жилая камера).

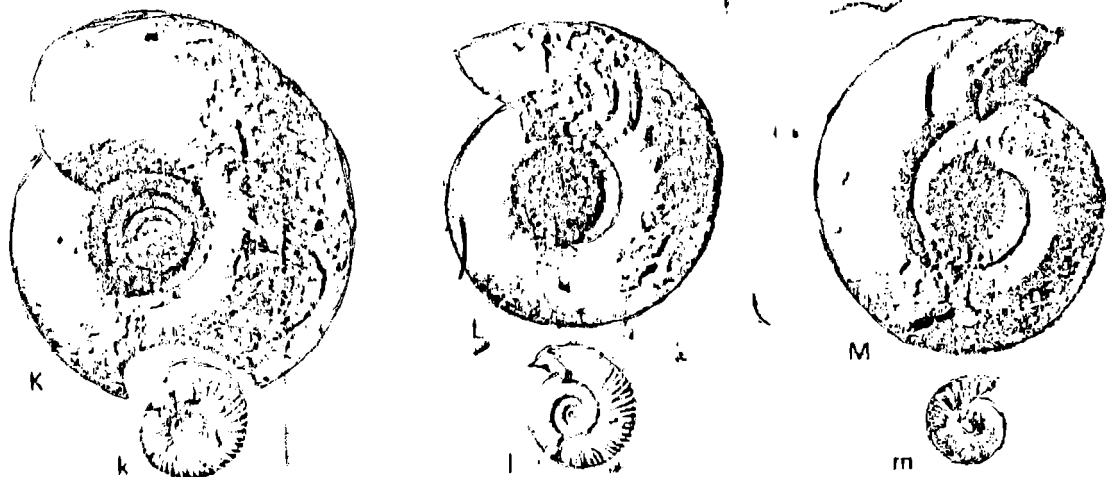
I, i - *A. granoscerhaloide* sp. nov. (см. Приложение); голо- и аллотипы, самая нижняя часть зоны *Granoscerhaloide*, тот же район ([ш] - только целый взрослый фрагмент).

J, j - *Sadoceras variable* Spath; хоротины, зона *Variable*, тот же район.

Общая морфология раннекембрийских *Sadoceras* свидетельствует о том, что это были относительно мелкие формы с низкой изменчивостью, эволютивне с выпуклыми гладкими взрослыми жилыми камерами и широкими пупками; их обычно называли *Parasadoceras* Oriskany, 1930. Эта группа теперь стала эндемичной в Южной Аляске (она хорошо проиллюстрирована в работе Имлея (1953); см. обзор в работе Калломона (1984в) и распространилась на юг до южной части Британской Колумбии. Очень похожие формы встречаются на севере Сибири (Меледина, 1977); два экземпляра даже обнаружены в Верхнем Корнбрасе в южной Англии (A. breve (Блейк, 1905). В Восточной Гренландии *Parasadoceras* были широко распространены, но имели плохую сохранность в кровле зоны *Arctium*. Затем эта форма почти исчезла, и её место заняла новая форма, встречающаяся только в этом районе - *S. nordenskiöldi* sp. nov. (см. Приложение). Она встречается в типичных эндемичных комплексах в различных слоях, и можно выделить по меньшей мере два морфологически отличных фаунистических горизонта. Конечные формы больше похожи на перисфинктиды, чем на *Sadoceras*, и первоначально они так и были определены.

Эта группа преобладает в комплексах, но изредка встречаются и обочные *Parasacaceras*, а также *Kerplerites*. Она перестала существовать в кровле зоны *Nordenfjeldi* и не оставила потомков.

В течение этого периода открылся второй коридор в западную Европу, через Русскую платформу с северо-востока. О его прежнем присутствии свидетельствуют аудемичные комплексы, имеющие промежуточную морфологию между *Parasacaceras* и *Sacaceras* в.з. в Печорском и Московском бассейнах (*S. elatmae* (Никитин): см. Сазонов, 1957, Я. мелюдина, 1977; вид - индекс зоны *Elatmae*), а также Швабском Альбе и северной юре (*S. quenstedti* Spath: Квёнштедт, 1886, табл. 79, рис. 5-6, 7 (типовой экземпляр); в "Главном слое" макроцефалитового оолита, согласно Дитлу (1961), ассоциирует с *Macrocerphalites macrocephalus* (Шлотхайм и Циттель) и лежит выше *K. kerpleri*. Эти кадоцератиды не встречались за пределами Британии, хотя палеонтические макроцефалитиды свидетельствуют о том, что моря были открытыми; нигде вдоль этого пути не были обнаружены керплеритиды такого же возраста; это подтверждает идею о том, что источником внедрения кадоцератид была внутренняя юр-реальная провинция к северу от Сибири, в которой *Kerplerites* не было.



TEXT-FIG. 8, continued (iii)

.К,к - *Cadoceras calyx* Sparr; топотипн, зона Calyx, тот же район. [М] - взрослая особь, но неполная, только последний пятый оборот является частью вилкой камеры, которая, вероятно, охватывала остальные три четверти оборота).

Калловей.

Л, 1 - *C. aegitum* sp. nov. (см. приложение); голо- и аллотипы, зона Aegitum, тот же район.

и, ш - *C. septentrionale* Frebold, 1964; Джимсон-Ланд. До сих пор обнаружен только в Арктике, предшествует ранним формам, найденным в зоне *Calloviense* Британии.

Свободная связь вдоль открытого морского пути между Норвегией и Гренландией, который соединяет Баренцево море с шельфовыми морями западной Европы и, следовательно, с Татисом, была окончательно установлена в начале зоны *Calloviense*; она оставалась открытой и в мелу. В Британии наблюдалось поступление больших количеств *Cardioceratidae* и *Kovloceratidae*, которые в настоящее время сохраняются как "аффертивные" ископаемые, которыми издавна были знамениты Калловийские слои. можно выделить четыре последовательных эволюционных и одноименных фаунистических горизонта: *C. solute* Бускман, 1923 (Калловийская Глина на юго-западе Англии и в Нормандии; зона *Calloviense*, нижняя подзона *koenigi*); *C. sublaeve* (Сверби, 1814) (рис. 8 - Калловийский Камень в подзоне *Calloviense* в Уилтшире), и *C. digitum* Бускман, 1922 (Калловийский Камень, южный Йоркшир, подзона *knodatum*). Они незначительно отличаются по форме раковины и ребристости, но поразительным признаком является постоянство их аффероконического поперечного разреза. Степень выуклости составляет около 90% от диаметра раковины в конце фрагмента макроклина с очень незначительными колебаниями. Эти морфологии являются одной из основных вех в эволюции этого ряда поколений. Очень сходные формы встречаются по всей

бореальной области, в частности в Восточной Гренландии (*C. sublaeve*), в Канадском Арктическом Архипелаге и на северном склоне Аляски (*C. Voronetsvae Fretold*, 1964), а также в районе Лени - Анзосара на севере Сибири (*C. smelianskovi Voronets*, 1962).

Однако еще более поразительным является второй пример филогенетического разветвления внутри *Cardioseratiidae*. Одновременно с появлением *Cardoseras* в Британии в основании зоны *Callovienense* появился и род *Stenocardosera* Douville (проиллюстрирован в *Treatise* (Аркелл, 1957, стр. L 303). Размер, диморфизм, ребристость и септальные сuture - всё это, несомненно, свидетельствует о его принадлежности к *Cardioseratiidae*; и тем не менее, очень велик контраст между его преимущественно дискоидальными, и involутными раковинами и сфероконическими *Cardoseras* с развернутыми оборотами: на его поперечном разрезе видна острая кайма, вследствие чего он почти гомеоморфен с самими *Cardioseras*.

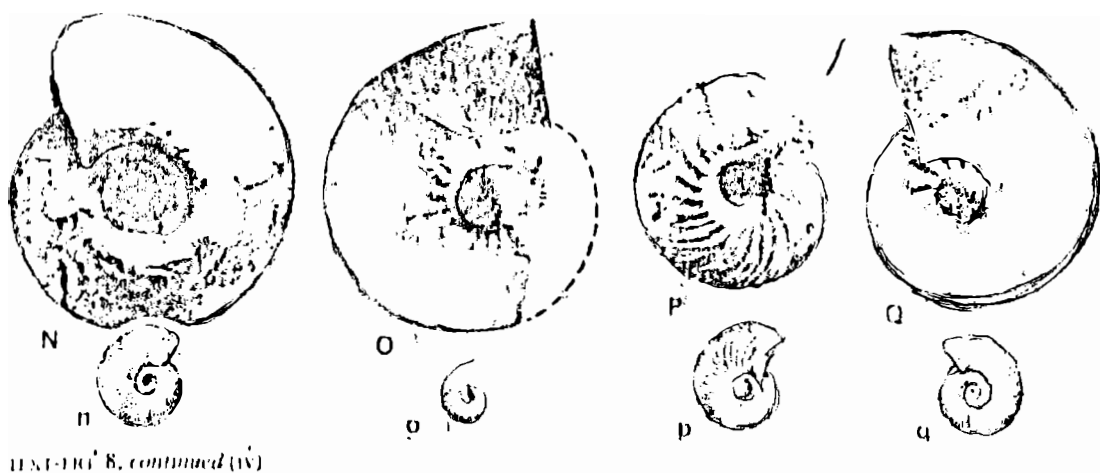


Рис. 8, продолжение (IV).

N, n - *Cardoseras sublaeve* (Дж. Соверби, 1814) лектотип (M) (не совсем целый, последняя четверть оборота жилой камеры не сохранилась) и аллотопотип (M), Колловейский Камень, Колловей, Уилтшир, зона и подзона *Callovienense*.

O, o - *Stenocardosera stenosera* (Ромбескю; (M), голо-

тип *S. inskinense* Inlay (1953), табл. 46, рис. 7, 9); и ,
 топ- или коротин *stenoloboides* в.л. (1953, табл. 47, рис.
 7, 8); и тот, и другой из южной Аляски, предположительно средний
 келловей.

Р, р - *longaevisceras* *nikitini* (Соколов, 1912); средняя часть
 зоны *Athleta*, Питерборо Англии (Обе формы взрослые, но сохра-
 нились лишь начальные стадии жилых камер).

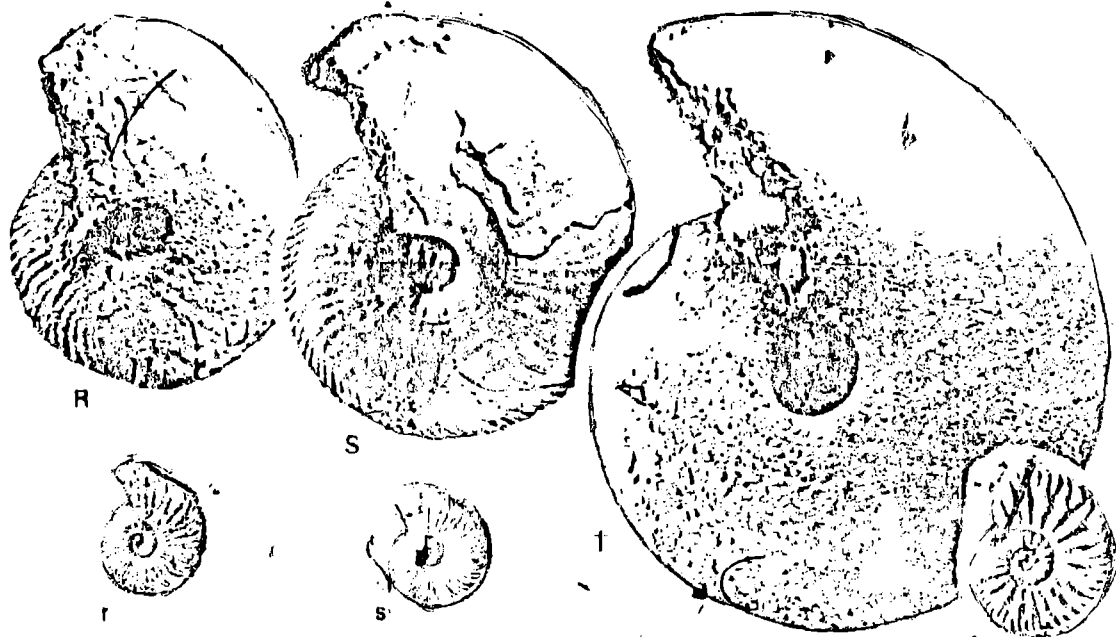
Q, q - *quenebecensis* *lamberti* (Дж. Соворби, 1819) [м]
 известняк Ламберти, Вудхем (взрослый фрагмент с одной десятой
 оборота жилой камеры; полный взрослый экземпляр см. на рис. 5)
 [ш] , Тидмор-Пойнт, Уэймут, верхняя зона *Lamberti*.

Среди более ранних форм, наиболее похожими и, следовательно,
 наиболее возможными предками, являются формы, встречающиеся в
 кровле зоны *Ischnae*. Признаки этого сходства наблюдаются уже у
 несколько более древних *A. koschii* Spath, (1932, табл. 14, рис. 2, 3;
 табл. 15, рис. 1, 4 и 5, сжатые разновидности *A. ischnae*).
 Таким образом, филогенетическая точка разветвления указана при-
 мерно на этом уровне на рис. 1. Ещё одной характеристикой, очевидно,
 унаследованной в неизменном виде от *Arcticosceras*, и отличие
 от *Callosceras*, является широкая изменчивость толщины оборота. У
Chamaesetia lenticularis (Филлипс, 1829) она варьирует от 40
 до 100% от диаметра (Бакмен, 1914, табл. 98). Однако наиболее
 таинственными являются стратиграфическое распространение и геогра-
 фическое распространение рода. Он обнаружен в районе, простираю-
 щемся от Восточной Гренландии через Британию до Кры, а оттуда через
 Русскую платформу до Волги. И всё же, несмотря на то, что он до-
 статочно часто встречается на некоторых уровнях в зоне *Callo-*
vianae в Восточной Гренландии и Британии (три горизонта), нигде
 он не обнаружен в комплексах, которые можно назвать эудемичными.

Он всегда присутствует как ~~незначительный~~ компонент всей аммонитовой фауны или же, если встречается один, как редкость. Нигде не обнаружено признаков форм промежуточных между зонами *Isidense* и *Calloviense* района, где другие *Cardioceratinae* представлены так хорошо. Еще более таинственным является исчезновение рода во всем среднем келловее; он опять появляется вторично лишь на небольшое время в Британии и Нормандии в зоне *Athleta* верхнего келлового в виде *C. galdrynae* (д'Орбиньи) (рис. I).

Возможно, мораль всего этого — напомним нам о том, насколько фрагментарными могут быть ископаемые остатки даже в таких обстоятельствах, когда они кажутся особенно полно представленными.

В среднем келловее *Cardioceratinae* отступали во внутренние области Борнэльской провинции и наши значения о них весьма отрывочные. Редкие аутемичные фауны известны на Аляске (*Stenoceras*, рис. 80) и на Русской платформе (*Cardioceras milashevici*) (Nikitin), но в большинстве более доступных регионов Европы и Исландии их место было занято *Kosmoceras*.



TEXT-FIG. 8, continued (v).

Рис. 8, продолжение (v)

К, г - *Cardioceras praecordatum* Douvillé; восточная Англия, Удбонис и Сент-айс, зона *Mariae*, подзона *praecordatum* (Неполные взрослые экземпляры; (м), жилая камера как раз закладывается, более ранние распространяются еще на пол-оборота [ш], последняя четверть оборота жилой камеры

З, в - *C. bukowski* Maire, 1938. Нижний известковый крупнозернистый посачник, точка ^НТенетс-клиф (ранее - слои Болл.; см. Райт, 1983), побережье Ирландии, зона *Ordatum*, подзона *Bucowski*. (Возможно, более молодой синоним *C. martini* Keesse, 1919, из южной Аляски). [м]; полостью овальный, несвернутый убиликальный шов свидетельствует о прежнем присутствии почти полного другого оборота, максимальный диаметр около 320, больше, чем на рис. 8 Г.

Т, т - *C. excavatum* (Дж. Соверби, 1815) [м] (*C. densiplicatum* Boden, 1911 [ш]; зона *Densiplicatum*, подзона *Vertebrata*, Коралловые слои, Южная Англия.

В начале позднего келловей они стали более частыми и широко распространенными - опять в виде рода *Langaevisceras* (рис. 8 Р, р). Внутренние обороты теперь сжатые с острыми внешними краями; у крайних разновидностей они развиваются как острые карины. Изменчивость выпуклости опять увеличилась и признаки кадоцератид - наклонные убиликальные стенки с острым краем - протосанетически были отодвинуты на последние стадии онтогении, на выпуклую взрослую жилую камеру. Это были, несомненно, первые шаги в направлении *Cardioceras*. Эудемичные комплексы *L. stenolobum* (Кейзерлинг, 1846) (включая *L. keyserlingi* (Sokolov) и др.) встречаются в районе Печеры и в районе Оленок-Анабара в Сибири (Соколов, 1912; Бодилевский, 1960; Князев и др., 1973; Меледина, 1977); они характеризуют эону *keyserlingi* в стандартной Советской зоне

ной шкале для Борвальной области. Более разбросанные данные имеются по многим районам в пределах Борвальной провинции: по Земле Франца Иосифа, Шпитцбергену, Новой Земле, нижней Лене и Северному Склону Аляски (см. обзор в работе Калломона, 1964 в). Во всех этих районах это были единственные аммониты. Далее на юг, в Восточной Гренландии *Longaeviceras* присутствует примерно в таких же количествах, что и *Kosmoceras*; а в Британии он стал очень незначительным, но постоянным компонентом аммонитовых фаун, в которых преобладают эудемичные Суо-Борвальские *Kosmoceras* или все в большей и большей степени Суо-Гетические внедряющиеся виды, такие как *reltosegas* (зона *Athleta*). Они сохранились там с незначительными изменениями до кровли калловая, а, возможно, и до базального оксфорда (*L. staffinense* Букер, 1975) (рис. I).

Рис. 8, (продолжение (VI)).

И, и - *Cardioceras maltonense* (Янг и Берд, 1822) [М] /*C. sawtonense* (Брайк и Хадлстон, 1877) [М] (лектит, только последняя четверть оборота жилой камеры). Зона *Densiplacatum*, Подзона *maltonense*, Уолтшир и Норкшир.

V, v - *Amoeboeras glosense* (Биго и Бразил); зона *Glosense*, Дорсет и восточная Англия.

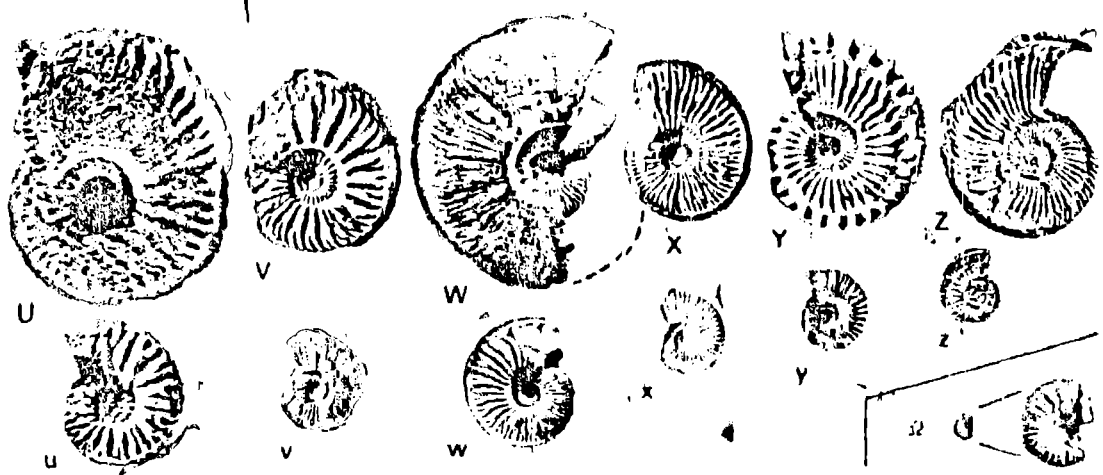
W, w - *A. serratum* (Дж. Сауэрби, 1813) ледниковые наносы из Глины Амп хилл в Линкольншире, зона *Serratum* ([М], неотип).

X, x - *A. regulare* Братх; [М]; голотип и [М]; тротип, зона *regulare*, Новая Земля.

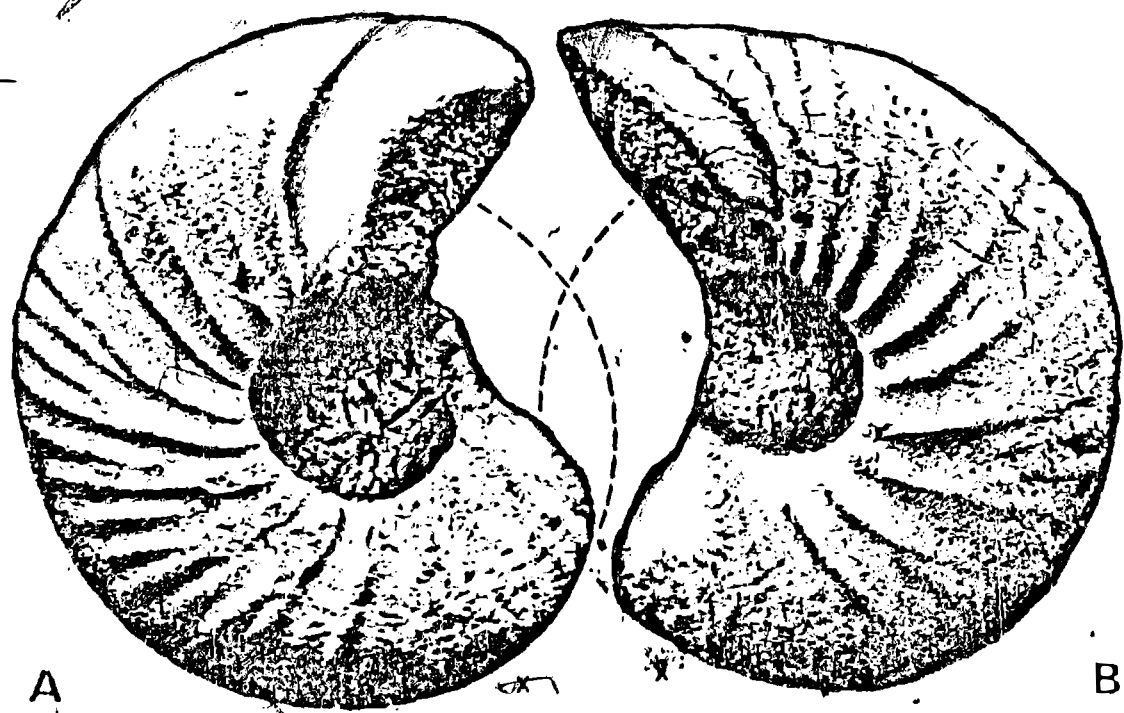
Кимеридж.

У, у - *Amoeboeras kitcheni* (Зальфельд, 1915) [М] (*A. gavenense* Братх, 1935 м; топотип [М], Шотландия и голотип ([М]), Маркет-Риваен, Линкольншир, верхняя часть зоны *Suodocose*).

Z, z - *A. koski* Братх; топотипы, нижняя часть зоны *Suodocose*.



TEXT-FIG. 8 continued (vi)



rac. 9

Милн-ланд, Восточная Гренландия.

(Врзак)

Ω - *Longosagratoceras anglicum* (Зальфельд, 1915); типотип
самых верхи зоны *мидохов*, Рингтод, Дорсет. Последние *Sagratoc-*
ceratidae: показан только один экземпляр, почти полный взрослый
экземпляр х 0,33 и 1,0, поскольку диморфизм у этого вида ещё не
был установлен.

Тем временем, в Бореальной провинции произошло ещё одно фило-
генетическое подразделение *Cardioceratidae*, что привело к появ-
лению рода *Quenstedtoceras*. Он отличается от *Longaeviceras*
в трёх основных аспектах (см. рис. 5, в 9). Оксиконы с острым
вентером стали обычными; умбиликальные края стали округлыми; а
ребристость стала сильно дифференцированной, при этом чётко выде-
ляющиеся первичные ребра резко отделены от разведённых переме-
жающихся вторичных ребер (рис. 8 9, 9-). Диапазон изменчивости
стал крайним (рис. 5). Эти новые фауны образовали вторую волну
Бореального распространения; проникая в Суо-Бореальные провинции
в огромных количествах. В Европе, к северу от Альп и Карпат, это
внедрение характеризует основание зоны *Lamberti*; оно, оказывается,
было синхронным и полным за период времени меньше одной аммонитовой
подзоны. Оно распространилось на юг до Ардеша и крн; Швабии, жн-
ной Польши, Северного Кавказа и Закаспийского Туркменистана. В
Северной Америке аналогичная "волна", направленная к югу, принесла
новые фауны в Западные внутренние Области; до Монтаны (*Q. col-*
lieri *Reeside*). Эти новые границы были близки к самым широким
пределам распространения этого семейства (рис. 6в). В то же время,
Тетические аммониты распространились на север в таком изобилии,
которое не наблюдалось с раннего нижнего колловия (Кэлломон, 1968,
стр. 276), так что время максимального Бореального распространения

было также и временем максимального совпадения фаунистических провинций. В зоне *Lamberti* в Британии, по крайней мере, филогенетической разделения *Quenstedtoseras* и *Longaeviseras* уже завершилось: там нет промежуточных форм. Таким образом, подразделение должно было происходить несколько раньше, до большой миграции. Формы, которые, несомненно, были эудемичными промежуточными видами, теперь описаны в районе Анабара на севере Сибири (Меледина, 1977; *Eboraciseras talmyrense* nov., *E. nikolaevi* (non Bouleyevsky), *E. subordinarium* (non Виссман) [ш], *E. insolitum* nov.; *Q. angustatum* nov. [ш] - все они относятся к зоне "Subordinarium"). Таким образом местоположение филогенеза опять приходилось на внутренние области самой южной провинции, а большая миграция не играла никакой роли (или же играла очень незначительную роль) в этом процессе. С этим не был связан и широкий диапазон морфологической изменчивости, который к тому моменту приобрело семейство, поскольку он установился раньше и оставался неизменным и после этого до оксфордского времени и в оксфордское время.

Оксфорд.

Оксфордские *Sagittoseratidae* были описаны в больших количествах в Европе, Азии и Северной Америке. Две последние работы значительно расширили наши знания о зоне *Sagittatum* (Gygi и Маршан, 1982; Райт, 1983). Распространение оставалось широким, оно достигало максимума (рис. 6в) и колебалось лишь незначительно. Основные выводы - следующие. Морфологически, наблюдался общий прогресс от формы с кариной, заостренным сечением и ребристостью с довольно простой кривизной (*Quenstedtoseras*, рис. 8 а, б) через формы с килем и стреловидным сечением (*Sagittoseras*, в н, г, з, в), с более или менее сильно дифференцированной ребристостью (в т, и), к субквадратным формам с полностью дифференцированной ребристостью

и рудиментарным зубчатым килем' (*Amoeboseger*, в w, w, x, x) изменчивость выпуклости оставалась высокой до зоны *Densiplicatum* - от 30% (*C. excavatum*, рис. 84) до 60% и более (*Goliathiceras titan* Arkell, тот же горизонт). Затем она стала меньше, и сфероконическая морфология типа *Goliathiceras* больше не встречается. Дифференциация по окраске достигала максимума у микроконхов в зонах *Cordatum* и *Densiplicatum* - *Vertebriceras* или *Sagitticeras*; а у макроконхов - у поздних *Amoeboites* (рис. 85). Новые признаки появились петрогенетически сначала у меньшинства разновидностей, а затем распространились по популяции постепенно, прежде чем стали доминировать. Так, в нижней части зоны *Lamberti* формы с кариной находятся в меньшинстве. В верхней части зоны *Lamberti* они составляют около 50% популяции. В самых низах зоны *mariae* - подзона *Scarburgense* - преобладают формы с кариной (*C. mariae-woodhousei*; Аркелл, 1939), но появляются первые формы с килем (*C. scarburgense*), возможно 10% популяции. В верхней части подзоны *Scarburgense* пропорция форм с килем увеличивается до 70%; в нижней части вышележащей подзоны *praecordatum* (рис. 86, г) - до 90%. В верхней части подзоны *praecordatum* появляются первые похожие на *Vertebriceras* формы; в самых низах зоны *Cordatum* они составляют около 20% фауны; а в средней части зоны *Cordatum* - подзоне *Costicaria* - составляют не менее 50% (*C. quadratum* Viskman). Однако прогресс был далеко не гладким, и наблюдались многочисленные обращения. Так, в самых низах зоны *Densiplicatum* произошло временное возвращение к гомеоморфам (*C. tenuicostatum*) формы в самых низах зоны *Cordatum* без *Vertebriceras*, тогда как фауны средней части зоны *Densiplicatum* и *Vertebriceras* весьма гомеоморфны с фаунами средней части зоны *Cordatum*. Похожие на *praecordatum* формы также повторяются в

нижней части зоны *Stovense* верхнего оксфорда (*Amboceras illoyaiskii*) см. рис. 8 V, v); и похожие на *Vertebriceras* стили оугорчатой ребристости вновь появляются на различных изолированных уровнях. Один из них находится в зоне *Rosenkrantzii* (*A. marstonense partim*), другой в зоне *Sulodose* (рис. 8 V), а последний - в верхней части зоны *Cardioceras* (*Cardioceras desipiens Spath*). Таким образом, местами наблюдались значительные колебания во времени между стилями морфологии. Однако общий прогресс, включающий почти ту же последовательность, диапазоны и пределы морфологии, часто с единственным эволюционным комплексом, был зарегистрирован в Британии (Аркелл, 1941-1948; Сайкс и Кэлломон, 1979), Северной Америке (Рисайд, 1919; Лислей, 1982; Кэлломон, 1984) и на севере Сибири (Павлов, 1914; Янзев, 1975). Такой близкий, параллельный гомотаксис показывает, что существовала полная и мгновенная генетическая связь среди *Cardioceratinae* во всех частях Бореальной области, по крайней мере, в течение всего оксфорда.

Некоторые примеры распространения *Cardioceratinae* в оксфорде интересны также с точки зрения палеоэкологии. В большей части северо-западной Европы нижний оксфорд был широко развит в биофациях, которые кажутся специализированными в отношении аммонитов. В Англии он включает большую часть оксфордской глины (см. Аркелл, 1939; Спэт, 1939), а в восточной части Парижского бассейна и в юре - так называемые Мергели *Keuppert* (см. де Лорилье, 1898 - 1900; Мэр, 1908, 1938). Коллекции аммонитов огромны и *Cardioceratinae* среди них представлены почти исключительно небольшими пириновыми фрагментами прекрасной сохранности. В связи с этим, высказывалось предположение, что это отражает просто отдельные случаи сохранности и избирательного выветривания, причём средние и внешние обороты абсолютно "нормальных", зрелых аммонитов разруше-

ны, декальцифицированы и, следовательно, утрачены. Однако свежий материал показывает, что это не так. В большинстве случаев, иригозные фрагменты сохранились полностью, до зарождения жилой камеры. Значительная часть иригированных экземпляров даже сохраняет следы первоначальных частей жилой камеры. Следовательно, раковины, должно быть, были не совсем взрослыми в момент гибели, т.е. ювенильными, что подтверждается отсутствием каких бы то ни было признаков зрелости у свежих экземпляров с сохранившейся разрушенной жилой камерой. Анализ комплексов в зоне *Mariae* в Будхеме и Уорбуа (см. Кэлломон, 1968) показывает, что на большинстве уровней они состояли почти исключительно из ювенильных особей, микроконхов, число которых почти в десять раз превышало число макроконхов. Аммониты также встречаются относительно редко, они разбросаны по слоям и никогда не концентрируются на одной плоскости напластования. Таким образом, эти комплексы коринным образом отличаются от тех, с которыми мы уже встречались, особенно от комплексов, охарактеризованных выше как эудемичные. Таким образом, эта антитеза подтверждает вывод о том, что состав комплексов ископаемых аммонитов имеет большое значение. В Будхеме, Уорбуа, это еще раз подтверждается тем, что *Periurpinctidae* в слоях с аномальными ювенильными кардиоцератидами также незрелые. И наоборот, ассоциирующие с ними опеллиды *Taracelliceratinae* (*Taracelliceratoides richi* и *Cteniceratoides genggeri* см. Палфраман, 1966) абсолютно зрелые и полностью состоят из взрослых особей. И, наконец, на некоторых уровнях даже *Cardioceratinae* и *Periurpinctidae* могут быть опять зрелыми. В Будхеме, например, такие формы присутствуют в маломощном слое известняка и селенитовых глинах *Mariae* Аркелла, слой А; а в Уорбуа — в слое 4 (рис. 8а, г) Кимеридж. Кимериджские *Cardioceratinae* никогда не были описаны полностью. Сведения о них немного как в пространстве, так

и во времени; очевидно, отчасти это объясняется широким преобладанием других групп в Суб-Бореальной провинции, как, например, *Aulacosterphaniidae* на севере Европы. Однако во многих частях Бореальной области развивались ооидии, которые, казалось, были неблагоприятны для аммонитов любого вида. Большинство районов Северной Америки, где процветали *Cardioceratiidae*, были сложены почти непрерывной последовательностью сланцев, в которых не было ничего, кроме *basinia*. Даже в северной части Северного моря, проливе Викинг и на шельфе Баренцева моря происходит длительное отложение чёрных сланцев, часто пластинчатых, что свидетельствует о бескислородной среде. В этих чёрных сланцах род *Amoebocegas* встречается на изолированных, далеко отстоящих один от другого, но широко распространённых горизонтах, что указывает на частую и весьма эпизодическую колонизацию среды, враждебной во всех других отношениях; вероятно, в течение большей части времени центры эволюции были смещены к периферическим частям Бореальной области. Таким образом, временами становится трудно выделить одну филетическую нить среди разрозненных ископаемых остатков; возможно, что когда-нибудь будет установлена более сложная картина филогенетических подразделений.

Нимориджская толща начинается с резкого фаунистического перерыва. Последние оксфордские формы в зоне *Rosenkrantzii* имели достаточно большой размер (около 100 мм), макроонхи с инволютными, сжатыми жилыми камерами, на которых ребристость была плохо выражена или абсолютно исчезла, как у *Cardioceras* (Сайкс и Кэллоуэн, 1979, табл. 120). Южные границы их распространения едва достигали южной Англии; в зоне *Baylei* за ними следовало целое новое поколение мелких, эволютных сильно ребристых форм, размер которых был в четыре раза меньше; они относятся к виду *A. bassini* (Orpel) (Сайкс и Кэллоуэн, 1979, табл. 121, рис. 1, 4, 5; бранный материал в Штуттгарте), который был рудерическим

в таких отдаленных друг от друга районах, как Швабия и Шотландия. После этого этот род отступил на север из Восточной Гренландии через Шпицберген на Землю Франца Иосифа и в Северную Сибирь, где эту толпу можно проследить в зоне *Mutabilis* (Спат, 1932; Шульгина, 1960; Мусежников и Копп, 1973; Мусежников и Шульгина, 1982). произошло достаточно быстрое увеличение разреза и усиление вентролатеральной ребристости (Сэйкс и Кэлломон, 1979, табл. 121, рис. 2,3) от *A. subkitchini* Spath (1932) до сильно бугорчатого *A. kitchini* (Salfeld) (рис. 8 X,x), напоминающего по своей скульптуре *Vertebriceras*, и, наконец, *A. Spatai* Schulgina, 1960, или *A. pulchrum* Mueeznikov and Kopp, 1973. В зоне *Eudoxus* по всему этому району было охарактеризовано три фауны: *A. kochi* Spath (рис. 8 Y,y), *A. (Hyplocardiosceras) decipiens* Spath и *A. elegans* Spath (1932); Кэлломон и Биркелунд, 1982, фауны 20-22). Несмотря на то, что эти формы более или менее бугорчатые, они напоминают предыдущие по своему размеру, диморфизму и стилю ребристости. Это - последние *Cardiosceratidae*, которые были найдены в Арктике.

И наконец, конец ряда поколений. Самые молодые фауны найдены в Британии. Они принадлежат к роду *Nannocardiosceras* Spath, который представлен там лишь двумя видами: *N. anglicum* (Salfeld) и *N. krausei* (Salfeld) (рис. 8 Z). Эти виды паразитические в двух отношениях: они мелкие - целые взрослые особи редко превышают 20 мм в диаметре; до сих пор все попытки установить у них диморфизм не увенчались успехом. Они внезапно появляются в верхней части зоны *Eudoxus* и также внезапно исчезают в нижней части зоны *lutissiodorensis* (Кэлломон, 1971 в; Коуп, 1974; Кокс и Галдуа, 1981). В этом стратиграфическом диапазоне они не претерпели значительных изменений и встречаются на многих уровнях, причем на некоторых уровнях они концентрируются, образуя настоящие ракушечные

брекции. Таким образом, они были по-настоящему эудемичными в этом районе, который, вероятно, был последним аванпостом длительного существовавшего ряда поколений. Некоторые очень мелкие виды были описаны в зоне *vicatrix* в Восточной Пруссии (*C. bogusvicum* и *volgae*, Краузе, 1909) и в бассейне Волги (*C. subtilicostatus* и *volgae*, Павлов, 1886), но все же кажутся несколько древнее. Однако в породах нет никаких различимых признаков ничего, связанного с этим вымиранием.

Способы эволюции.

Несмотря на то, что ископаемых *Cardioceratidae* найдено очень много, материал этот весьма отрывочный. Он представлен прерывистыми последовательностями морфологически различных комплексов $A_1, B_1, C_1 \dots; A_2, B_2, C_2 \dots; A_3, B_3, C_3$ на значительно удаленных друг от друга местонахождениях 1, 2, 3 в Бореальной области, таких как Восточная Гренландия (1), Северная Америка (2) и Северная Сибирь (3), в частности. Основная проблема заключается в расположении комплексов в эволюционные последовательности, в попытке воссоздать их филогранию. Происшел B_1 от A_1 , или же от A_2 , или A_3 (сим- или аллопатрическое видообразование)? И каковы же на самом деле генетические связи между примерно одновременными, но морфологически отличными B_1, B_2 и B_3 : отдельные виды или географические подвиды и /или-филетические-временные подвиды (хроноподвиды)? Могут ли $\{B_1, B_2, B_3\}$ быть просто монофилетическим потоком $\{A_1, A_2, A_3\}$?

Было в данной работе были продемонстрированы основные особенности этих комплексов (1). Почти все они были генетически моноидовыми, даже при условии высокой морфологической изменчивости. Это в основном исключало непроницаемую микродендритовую структуру более ранней филогенетической реконструкции (2). Они часто были эудемичными: сейчас они встречаются вблизи тех мест, где они размно-

жались и куда они, следовательно, эволюционировали в то время (3).
Временные интервалы между ними составляли порядка 100 100 лет.
(4) Периоды времени, которые они отражают, представляют собой лишь небольшие части интервалов между ними. Отсюда следует, что даже в таком благоприятном случае, как описываемый, данные по ископаемым остаткам далеко не полны (не более 10%).

Микроэволюция. На вопросы, касающиеся географии трудно дать точные ответы. Если мы рассмотрим в деталях два отдаленных географически, но близких по хронологии комплекса, то мы почти всегда можем установить небольшие различия. Например, самые первые члены ряда поколений, обнаруженные в Восточной Гренландии (A_1), Иконе (A_2) и в северной Сибири (A_3) настолько сходны, что их, несомненно, можно отнести к одному виду - *Granocerhalites borealis*; и всё же, они несколько отличаются. В Восточной Гренландии A_1 имеет стратиграфическое распространение A_1 , A_1' , A_1'' , в пределах которого не зарегистрировано никаких изменений ("стазис", о чем свидетельствуют, по крайней мере, морфология раковины; эволюция могла наблюдаться у других признаков). Следующий комплекс, принадлежащий к *S. indistinctus* и обнаруженный в Восточной Гренландии (B_1) и Канадском Арктическом Архипелаге (B_2), также близкий. И, тем не менее: наблюдается значительный морфологический скачок от А к В.

Таким образом, может быть предложена одна из двух крайних интерпретаций или их сочетание. В первой, A_1 , A_2 , A_3 , B_1 , B_2 представляют экземпляры из одного, постепенно эволюционирующего ряда поколений; они взяты в разное время и в разных местах - фило- тическая постепенность. Это означает, что генетическая связь повсеместно была мгновенной, и что перемены в морфологической последовательности объясняются сохранностью при условии очень неполного представленного ископаемого материала. Даже если, как сказано

вышло, сохранилось 10% и этот материал беспорядочно распределён, то шансы обнаружить комплекс, идентичный A_1 , вторично в другом разрозе пластов, охватывающем такой же временной интервал, будут 10 к 1 в любом конкретном случае. Квасистазис в A_1 , наблюдаемый в Гренландии может отражать лишь небольшой интервал времени между A_1 и B_1 ; возможно, это и правильно, но, вполне вероятно, что такой вывод приоткрыт из-за ограниченности материала. Трудность будет заключаться в случайном отборе образцов (A_1, A_2, A_3), (B_1, B_2)..., что свидетельствует о четкой статистической корреляции во времени-пространстве; однако, ввиду того, что ещё большей загадкой является то, почему сохранилось так мало ископаемых остатков т.е. почему так мало пород вообще содержат аммониты, случайное распределение тех окаменелостей, которые встречаются, не должно нас слишком беспокоить. Можно предлагать вполне обоснованные объяснения сильных региональных и временных корреляций; некоторые из них, вероятно, могут быть даже независимо проверены.

Во второй интерпретации комплексы (A_1, A_2, A_3) и (B_1, B_2) представляют собой эволюционирующий плексус дим. (местных популяций) в состоянии застоя по обеим сторонам от мгновенного эпизода видообразования (точное время и место которого неизвестны), который произошёл когда-то между А и В - модель прерывистого равновесия. В этой модели (B_1, B_2) будут наблюдаться замещения вымерших (A_1, A_2) аллопатрической модификацией A_3 или каким-либо другим, невидимым корнем. В такой модели (A_1, A_2, A_3) не обязательно должны быть тесно связаны хронологически. С другой стороны, при случайной выборке плексуса следует ожидать, что будут обнаружены дополнительные признаки местного стаза: например (A_1, A_1', C_1), (B_2, C_2, C_2')..., а не (A_1, B_1, C_1), (A_2, B_2, C_2). Степень генетической дифференциации, достигнутая в плексусе, могла, более того, почти не подниматься выше популяционного уровня, поскольку

морфологические различия между географическими димами ($C_1, C_2, C_3 \dots$), обусловленные общим эволюционным развитием, обычно меньше, чем между крайними вариантами в пределах одного дима (если согласиться с тем, что морфология раковины не свидетельствует о более ранних генетических связях, тогда дискуссия закончена).

Таким образом, рассматривая данные по *Camdoceratinae* на уровне отношений последовательных комплексов, т.е. в интервалах времени порядка 100 000 лет, невозможно различить эти две часто используемые модели. Даже если бы это и удалось, различие не представляло бы особого интереса, поскольку не имело бы почти никакого отношения к вопросу, представляющим реальный интерес (см. ниже). Однако у этих моделей есть одна важная общая черта — это необходимость полной генетической взаимосвязи по всей Борзальной области в интервалах времени между двумя, а-изредка, несколькими палеонтологическими горизонтами; скажем, аммонитовая подзона, либо посредством прямой миграции, либо, менее напряженно, благодаря интербридингу. То, что это было возможным, может быть продемонстрировано независимо. например, во втором Борзальном распространении в основании зоны *Lamberti*, которая была описана выше. (Расстояние по прямой от Анабара в Сибири до Тидмур-Пойнт в Дорсете составляет 5000 км. Следовательно, миграция, которая продолжалась 25 000 лет, не должна была проходить более 2 км за столетие; вряд ли такое событие было катастрофическим с точки зрения экологии).

Мезоэволюция.

Картина становится яснее, если мы рассматриваем материал по более длительному периоду времени. Как уже отмечалось, если мы сравним последовательные комплексы в более продолжительных диапазонах в удаленных друг от друга районах, например, в двадцати или более горизонтах байоса-бата или оксфорда в восточной Гренландии, Северной Америке и на севере Сибири, то наиболее поразительной чертой явля-

ется почти абсолютная гомотаксиальная корреляция между ними. Это в настоящее время может иметь лишь одну интерпретацию: лишь одна группа генов эволюционировала во времени, $\{A_1, A_2, A_3\} \rightarrow \{B_1, B_2\} \Rightarrow \{C_1, C_2, C_3\}$... Возможно, существовало разделение на подвиды, но общее разделение с репродуктивной изоляцией было в лучшем случае редким. Когда оно происходило, мы знали об этом, как, например, у *Chamoussetia* или *Cardoseras mordenskjoldi*. За частичным обособлением могло следовать регибридизация; таким образом, мы получаем третью модель Силвестера-Брэдли (1977) - модель сетчатого видообразования. Прерывистый "градуализм" (Маллигрем и др., 1983; см. также Хэллем, 1982): прерывистый в течение короткого периода времени, постепенный в течение среднего по продолжительности или длительного периода времени (но неравномерный - с "шумом"). С учетом всего вышесказанного, она лучше всего подходит для *Cardoseratidae*.

Макроэволюция. Таким образом, полное генеалогическое древо *Cardoseratidae* не сложнее, чем это показано на рис. I. Следует добавить лишь несколько ответвлений, в частности в верхнюю часть дерева, но главные ветви надвидовых таксонов все на месте. Эволюция, несомненно, происходила, как внутри семейства (что отразилось на его морфологии), так и по отношению ^{ко} всем соседним семействам, показанным на рис. I, таким как *Kosmoseratidae*, репродуктивная изоляция от которых была более полной, что же явилось движущей силой? В ответ на такое избирательное давление произошла эта эволюция, и было ли такое давление вообще?

Я об этом не имею никакого понятия. Мы знаем лишь морфологию раковин, и можем руководствоваться ей, а также обстоятельствами fossilization. Основная загадка - это высокая внутривидовая изменчивость морфологии. Обычно форму связывают с гидродинамическим потенциалом: оксиконы имеют обтекаемую форму, пилопосолены и бист-

рому передвижению; сфероконны, наоборот, пригодны для крази-бен-тосного плавания. Такие объяснения вряд ли подходят для комплек-са, изображенного на рис. 5. Более того, диапазон изменчивости, как мы видели, может сохраняться неизменным в течение длительных периодов времени: от *Lamberticerat*-*Isoracicerat* в зоне *Lamberti* до *Cardiocerat* - *Goliathicerat* в зоне *Densiplicatum*. И, наконец, он мог сохраняться неизменным во время крупной фаунистической миграции, как, например, в зоне *Lamberti*. Таким образом, представляется неприемлемым основная идея многих моделей видообразования, идея о том, что высокая изменчивость связана с высокой географической мобильностью во время фаунистических миграций и перемена мест обитания, низкая изменчивость - с эволюционным стазисом при равновесии. Связь между раковиной и средой - физической или биологической была незначительной. Лито-фации тоже не дают этому никакого объяснения. Изменчивость эудемичных *Cardiocerat* в типичной Оксфордской глине зон *Concavatum* - *Densiplicatum* Стаффина на острове Скай оказывается идентична изменчивости, которая зарегистрирована в известняках и известковых песчаниках Коралловых слобов в Оксфордшире.

А что можно сказать о длительных направлениях? Возможно, в очень широком смысле правильно было бы сказать, как это уже делалось, что *Cardioceratidae* претерпели общий переход от ранних сфероконнов с округлыми оборотами к поздним оксиконам с киями. Однако само по себе это значит очень немного. Если проследить назад предков *Cardioceratidae* - в настоящее время это можно сделать почти так же детально, как и вперед, то мы получим *Erycites* в основании валена (рис. 1), а несколько дальше - *Hammatocerat* в тоаре с прекрасными киями и общим стилем ребристости и закручивания, незначительно отличающимися от некоторых *Amoeboocerat* в верхнем оксфорде. Однако основное - это то, что хотя можно выделить "направления" в "ряде поколений", после этого было бы

опрометчивым предсказывать направление дальнейшего развития в какой-либо конкретной точке вдоль "ряда поколений". Таким образом, как уже отмечалось, первая попытка перейти от сферококам к оксикокам делалась в бате, в зоне *Arcticus*. Значительный прогресс в этом направлении наблюдался у *Arctioceras* в конце зоны *Ianthe*. В этой точке перед аммонитами встал выбор, в каком направлении развиваться - назад или вперед, и они стали развиваться в обоих направлениях. Ряд поколений раскололся. Одна ветвь завершила этот процесс и превратилась в *Onchoceras*. Другая же вернулась к совершенным сферококам у *Caloceras*. В зоне *Callovian* нельзя было предсказать, какая ветвь будет существовать дольше. В данном случае именно сфероконы явились предками *Cardioceras*. Правило Коупа здесь также не подходит; вероятно, его можно использовать лишь в тривиальном смысле: для ряда поколений, размер представителей которого увеличивается и уменьшается (рис. 8), должно настать такое время, когда ряд поколений увеличивается. Нам не следует проливать слез над потухшими карликами, которые завершили существование ряда поколений, ведь до самого последнего дня они процветали.

Что же можно сказать о взаимоотношениях между онтогенезом и филогенезом? Опять же трудно выделить что-либо важное. Переход от округлых оборотов к оборотам с кариной или килем, вероятно, является несомненным примером петрогенезиса, когда изменение признака, ранее наблюдавшегося на более ранних (но не самой ранней) стадиях онтогенеза, распространяется впоследствии на более поздние стадии. И всё же, здесь это зависит, например, от того, какой из диморфов рассматривается. Это, возможно, справедливо для изоробристых микроконхов, но лишь отчасти справедливо для вариоробристых макроконхов, взрослые особи которых с жилыми камерами с каринами и без них встречаются вместе от верхнего каллового до среднего оксфордского.

присутствие карин как признак тесно связано с выпуклостью; и при сравнении онтогенетических стадий оно зависит от выбора критерия — равного диаметра раковин или степени зрелости. И, наоборот, появление, например, сильной бугорчатости на жилой камере взрослого макроконха у *Achoerites* в нижнем кимеридже (рис. 8У) можно было бы истолковать как пример палингенеза, при котором новые признаки сначала появляются на взрослых стадиях онтогенеза, а более ранние стадии кратко повторяют морфологии предков. И всё же, это — неустойчивое филогенетическое развитие, которое встречается также у макроконхов в диапазоне примерно четырёх фаунистических горизонтов; и оно само по себе гомеоморфно со скульптурой, которая ранее встречалась только на взрослых стадиях у некоторых разновидностей микроконхов в нижнем и среднем оксфорде (*Vertebriceras*). И ни один из этих признаков неразличим на самых ранних онтогенетических стадиях при диаметрах раковин от 0,5 до 5,0 мм от бэнта до кимериджа. Итак, опять многое зависит от произвольного разграничения онтогенетических ярусов. Таким образом, можно сказать, что филогенетически морфологические признаки появляются и исчезают, что это может происходить на разных стадиях онтогенеза, что они часто связаны и, вероятно, отчасти из-за этого, могут быть более или менее постоянными. Использование таких терминов, как "педоморфоз", с его значением эволюции той части генотипа, которая контролирует онтогенетическое развитие и установление половой зрелости, в данном контексте следует избегать.

Таким образом, *Caridoceratidae* не дают нам никаких оснований для выдвижения концепции "макроэволюции", которая отличалась бы от концепций микро- или мезоэволюции. Нет никаких признаков "видового отбора".

Выводы.

Cardioceratidae обнаружены в таких количествах в пространстве и во времени, что теперь об их эволюции можно узнать не меньше, чем об эволюции любой другой группы аммонитов. Основные выводы — следующие: локально большинство комплексов были моновидами и временами очень изменчивыми. С одной стороны, это в значительной мере упрощает воссоздание их рядов поколений, эволюция которых, оказывается носила преимущественно монофилетический характер. Филогенетическое подразделение на ветви происходило редко, при этом образовались ответвления, которые были локализованными и существовали недолго. Среди общих моделей способов эволюции, которые были предложены, наиболее подходящей является модель сетчатого видообразования, выдвинутая Силвестером — Брэдли. С другой стороны, широта и постоянство диапазонов изменчивости эволюционирующих видов затрудняет выделение каких-либо тесных связей между морфологией, функцией и окружающей средой, и, следовательно, затрудняет выдвижение каких-либо представлений о природе избирательного давления (если таковое существует), под воздействием которого произошла адаптивная эволюция ряда поколений, короче говоря, теперь мы достаточно точно знаем, как эволюционировали *Cardioceratidae*, но не знаем, почему это происходило.

В целом, то, что известно о других группах аммонитов, показывает, что выводы о *Cardioceratidae* можно применять шире. Они, несомненно, абсолютно справедливы для другой хорошо-изученной группы — *Kosmoceratidae*. Было бы интересно увидеть, как некоторые генеалогические древа аммонитов в литературе сохраняются в "исобрезанном" виде.

Благодарности. Автор признателен Тоув Биркелунд (Копенгаген) и Тони Хэллему (Бирмингем) за критические замечания по рукописи и

рекомендованные исправления.

Приложение

Описание трёх новых видов Дж. Х. Калломон и Т. Биркелунд.

В данном разделе подтверждаются названия трёх видов, которые представлены как зональные индексы на рис. 3. Стратиграфия стратотипической местности - Джэймсон-ланд была описана Сурликом и др. (1973). Номера разрезов и слоёв относятся к детальным буровым журналам, которые хранятся в документации Геологической Службы Гренландии (GGU) (Копенгаген). Представленные экземпляры хранятся в коллекциях Геологического музея Копенгагенского университета (MGUH). Местонахождения показаны на геологической карте Карлсбергского фьорда (Биркелунд и Хиггинс, 1977).

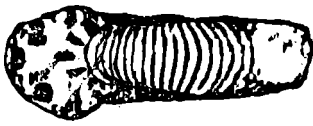
Этимология. Если обнаруженные экземпляры присутствуют в виде слабо фосфатизированных жилах камер с обычной степенью сохранности, то они могут напоминать комплексы *Granoceratites* такой же сохранности и могут быть даже приняты за них.

Описание. Макрокониус - среднего размера (взрослые особи - от 90 до 140 мм); внутренние обороты довольно эволютные (диаметр умбиликуса - около 30%) и округлые на разрезе, как у их потомков, равных *Cadoceras*; они становятся более инволютными и скатыми у взрослой жилой камеры, как у их предшественников в зоне *Ishmael*. Ровность первоначально густая, равномерно раздвигаясь на несколько ниже середины высоты, слабо выступающая, 30-40 на оборот; сохраняется у взрослой жилой камеры, но становится более крупной, а также, у некоторых ^{есть} дополнительные ^{есть} вставные вторичные ребра. Взрослая жилая камера умеренно суживающаяся на конце, уплощена в вентральной части и занимает 0,6-0,7 оборота, завершаясь простой перистой, которой непосредственно предшествует глубокий, выступающий пережим. Выпуклость умеренная, не очень изменчивая, 40-50%

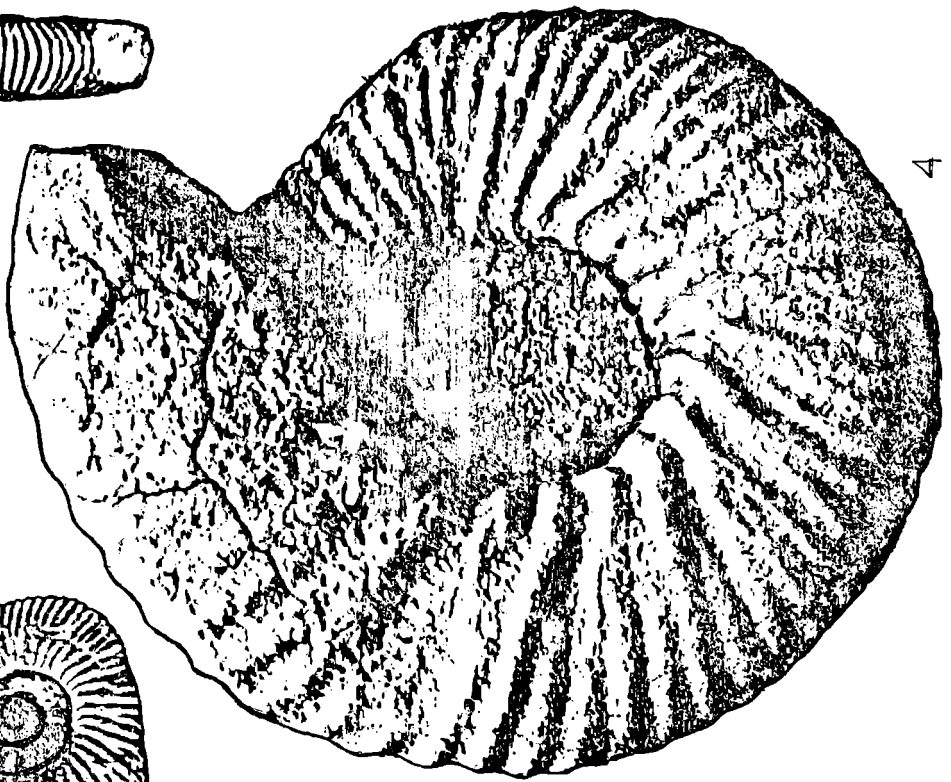
диаметра, хотя у одного экземпляра она достигла 80%. Умбиликусы открытые, глубокие, с округлыми краями. Сутуры - типичные для данного семейства, умеренно вздутые. Макроконхи эволютивные, почти (серпентиконические) (умбиликус - 40% при 40 мм); сечение несколько сжатое, дугообразное, ребристость сильная, густая, 40 ребер на оборот, с вентральным выступом, вторичные ребра несколько сильнее выражены на внешнем крае; перистома с вентральным ростром. Численное соотношение полов превышает 20:1 в гринландских комплексах, в пользу макроконхов.

Сравнения. Характерные особенности - это эволютивная жилая камера взрослого макроконха с ребристостью до конца и глубоким терминальным пережимом. Ничего похожего до сих пор не было обнаружено нигде.

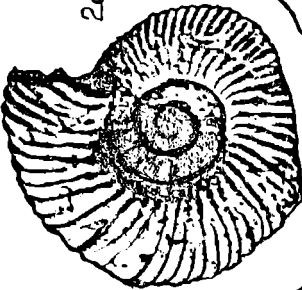
Таблица I



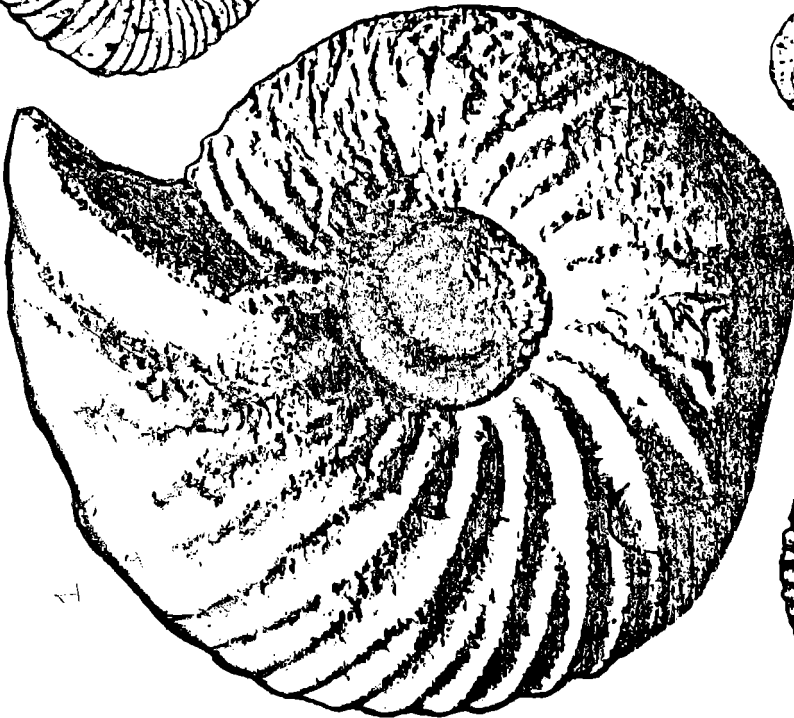
2b



4



2a



1



3b



3a



Объяснение к таблице I .

Рис. I-3 - *Arcticosceras stanoserphaloide* sp. nov. I - Голо-
тип [М] (МГУИ 16569), целая взрослая особь с перистой.
2 - Аллотип [М] (МГУИ 16570), целый взрослый фрагмент, 3 -
Паратип [М] (МГУИ 16573), полностью разделенный перегородками
нуклеус; вероятно [М], видны внутренние обороты, базальный верхний
ост, зона *stanoserphaloide*, базальный аммонитовый слой, разрез 42,
слой 2, к юго-западу от Фоссилбьерг (рис. 7) и разрез 70, слой II, к
юго-западу от Олимпена (рис. 2.3), северный Джеймсон-Ланд.

Рис. 4. *Sadoceras negdenskjöldi* sp. nov. Голотип [М]
(МГУИ 16581), целая взрослая особь. Нижний келловей, зона *Neg-*
denskjöldi, горизонт В, разрез 43, слой 20, к юго-западу
Фоссилбьерга, Джеймсон-Ланд.

Рис.9. А, В — *Arcticosceras stanserualoide* sp. nov.

Паратипы [М] (МСУН 16571, 16572), жилые камеры двух взрослых особей с перистомами, х 0,71. Тот же слайд, местонахождение и образец, как у голотипа (табл. I; рис. I), Джеймсон-Ланд.

Распределение. Джеймсон-Ланд, Восточная Гренландия, на многих местонахождениях между внутренней частью фьорда Гарри и северными склонами Олимпеа, всегда на конквационном уровне.

Возраст. Борзальный средний бат. Вместе с ним встречается первый из впоследствии непрерывной последовательности *Kosmosceratidae* — *Kerplerites* sp. nov. (Снэт, 1932, табл. 26, рис. 6), всё ещё с закругленными оборотами на всех стадиях, рост макро- и микрофонов; на шесть горизонтов ниже *Kerplerites* зоны *Apertum*, коррелируется с европейскими формами из базального колловея (см. ниже).

Cadoceras apertum sp. nov.

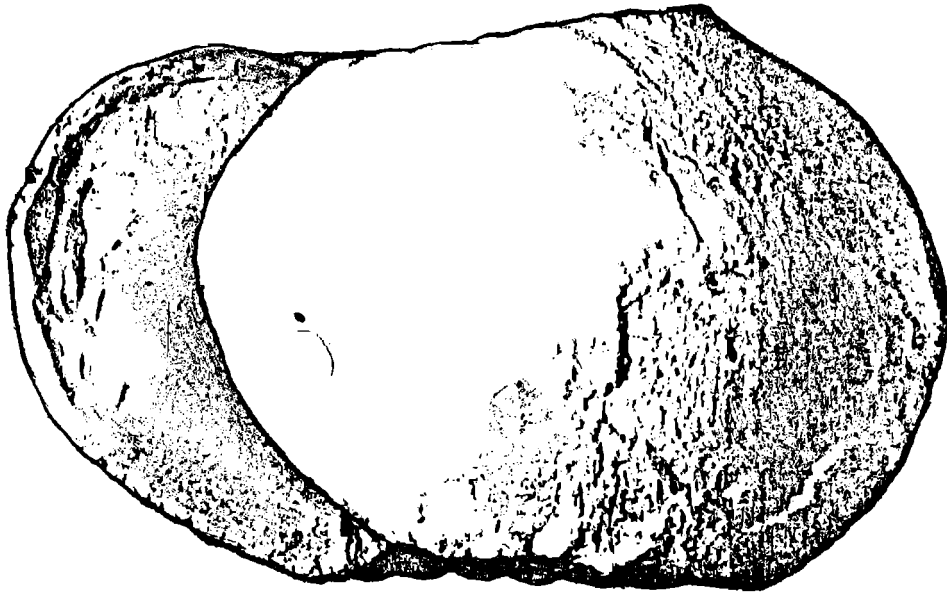
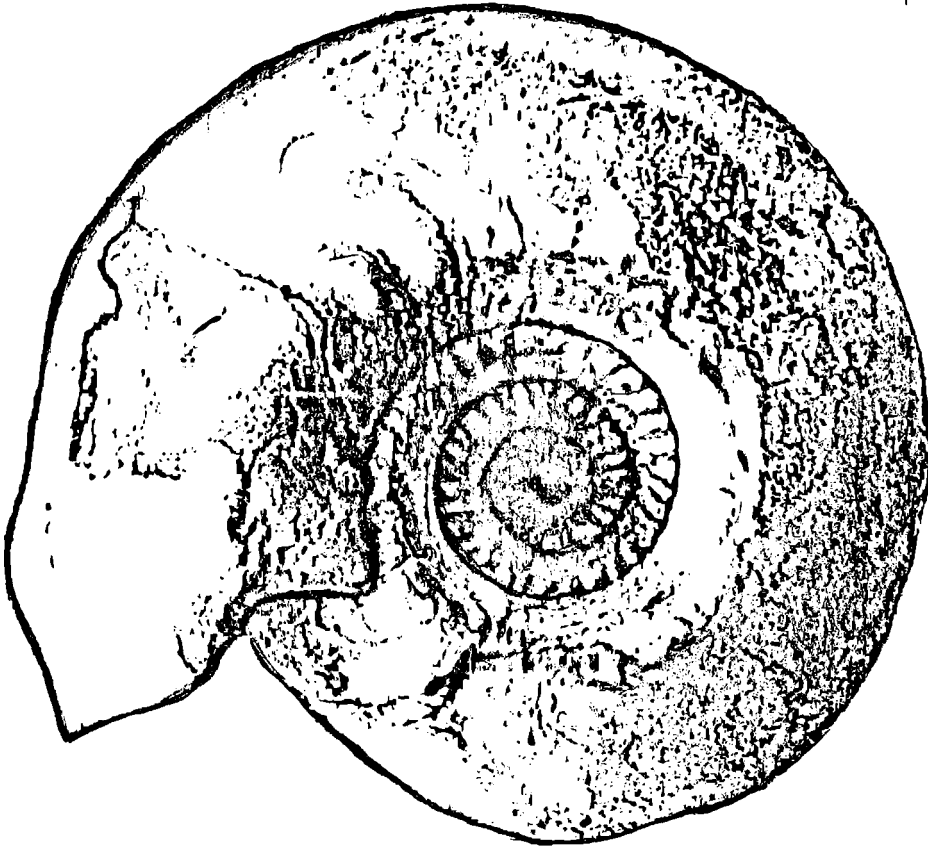
Таблица 2; таблица 3, рис. 1-6.

Материал. Голотип [м] (табл. 2; рис. 8 в тексте) (MGUH 16574 ex JHC 2444) и три паратипа (табл. 3, рис. 2, 3, 6); аллотип [ш] (табл. 3, рис. 1; рис. 81 в тексте) (MGUH 16575 ex JHC 2436) и два паратипа (табл. 3, рис. 4, 5). Голотип и аллотипы взяты на южных склонах Олимпы, местонахождение 62, слой I9, собраны в 1964 году Р.С. Уотли и Д.М. Брауном; а другие паратипы собраны на юго-западных склонах Россилбьерна, местонахождение 43, слой II. Кроме того, имеется около 100 [м] и 90 [ш] с различных местонахождений в пределах того же региона.

Описание. Макро- и микроконхи неотличимы до 50 мм: эволютные, сечение оборота круглое или слегка сжатое и очень сильно выгнуто в дугу; ширина оборота составляет около 37%, умбиликус — от 33 до 43% диаметра. Микроконхи разделены перегородками примерно до 35 мм; таким образом, размер взрослой жилой камеры увеличивается незначительно в районе поперечного разреза, умбиликус расширяется, а внешний оборот становится почти серпентиконическим.

Объяснение к таблице 2.

Cadoceras apertum sp. nov. Голотип [м] (MGUH 16574), целая взрослая особь с частью перистоми. Нижний келловий, зона *Apertum*, горизонт β , разрез 62, слой I9, южные склоны Олимпы; Джеймсон-Ланд.



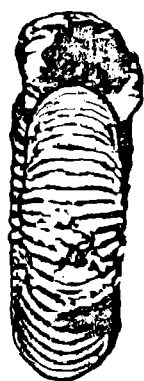
Длина взрослой жилой камеры составляет около 0,7 оборот⁴ максимальный диаметр - 50-55 мм; перистома с несколько выпуклым воротничком и сильным вентральным выступом. Ребристость густая, рёбра крошечные, раздваивающиеся примерно в середине латеральной стороны с многочисленными простыми рёбрами и вставными рёбрами; насчитывается приблизительно тридцать три - сорок три первичных ребра на оборот. У макроконхов сечение оборота начинает увеличиваться от 45% при 40 мм до 52% при 50 мм, 61% при 60 мм, 65% при 70 мм, 72% при 80 мм, 75% при 90 мм и 80% при 100 мм (в каждом случае приведены средние значения для пяти-десяти экземпляров); при этом размере жилая камера становится зрелой. Выпуклость варьирует незначительно. Стандартное отклонение примерно для 10 измерений по макроконхам при 90 мм составляет 9%; у микроконхов при 35 мм - 11%. Диаметр умбиликуса на промежуточных оборотах составляет от 30 до 40% диаметра (см. паратипы, изображённые на рисунках, диаметр умбиликуса выходит за пределы крайних значений); сечение оборота, соответственно, уплощённое, округлое или почти треугольное. Ребристость становится расплывчатой примерно при 70 мм, и взрослая жилая камера - гладкая; вблизи апертуры она сужается, и рёбра опять появляются. Перистома имеет терминальный пережим; максимальные диаметры составляют от 120 до 150 мм.

Сравнение. Характерные особенности видов - это эволюция внутренних оборотов, благодаря чему образуется широкий, неглубокий умбиликус с округлым краем; за ним следует выпуклая, несколько инволютная взрослая жилая камера с очень крутыми умбиликальными стенками, острым умбиликальным краем, которые характерны для *Cadoceras* s.s.

Самыми ближайшими формами в литературе оказываются *C. preagasi* (д'Орбиньи, 1845) из Московского бассейна. Экземпляр, изображённый д'Орбиньи (1845, табл. 37, рис. 1, 2 [И]), - вероятно, голо-

тип по монотипии, - оказывается, утрачен. Его не было среди оставшегося материала по России в коллекции Вернёя - Орбиньи во время экскурсии, которую проводил Кайзерлинг, эта коллекция была повторно описана в "*Palaeontologia Universalis*" в первом десятилетии нашего века. Никитин (1855, стр.55) также его не видел. Он отмечал, что д'Орбиньи (а также и другие авторы) неправильно указал местонахождение, поскольку самые древние обнаруженные там породы были волжского возраста. В связи с этим, он изобразил экземпляр формы, которую он считал наиболее отвечающей описанию д'Орбиньи, в табл. (х) 12, рис.52, из Елатмы на Оке, к юго-востоку от Москвы. Этот экземпляр был повторно проиллюстрирован Сазоновым (1957, табл.4, рис.1, 1а [М]) и обозначен как лектотип; однако, в связи с тем, что он не является оинтипом, это технически не обосновано. Для того, чтобы намерения этого автора не пропали даром, эта форма в настоящее время является официально повторно обозначенным неотипом. Ряд топотипов (табл. 3, рис.2; табл.4, рис.1-3) помогают установить изменчивость. Ни у одного из них нет зрелой жилой камеры, но общее сходство с *C. apertum* значительное, особенно на рис.1 в табл.4. Однако ребристость несколько отличается: ребра крупнее, более притупленные и менее равномерно распределены. Ассоциирующие микроконки получили новое название - *O. mundum* (Sazonov, 1957, табл.6, рис.2 (голотип), из Елатмы; 3-6 - из Костромы, но они заметно отличаются от *C. apertum* : они меньше и гораздо менее эволютние. Говорят, что горизонт лежит в тех же глинах, где обнаружены *C. elatmae* и *Macrocephalites*, т.е. в зоне *elatmae* стандартной Русской зональной шкалы.

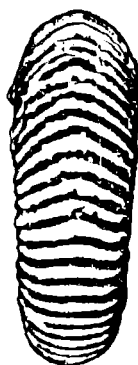
В литературе есть еще несколько изолированных форм, которые напоминают *C. apertum*. Например, *C. cf. glabrum* Imray: Коледина (1977, табл.8, рис.2; табл. 9, рис.2), из зоны *elatmae* на р.Печора; и *C. anabarense* Boudy-levsky (1960, табл.4, рис.3);



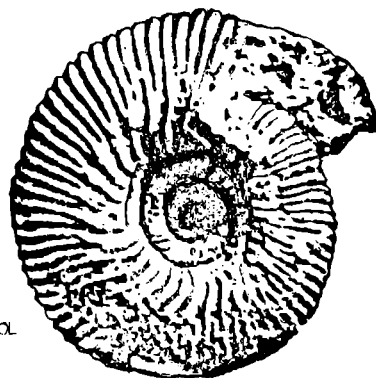
1a



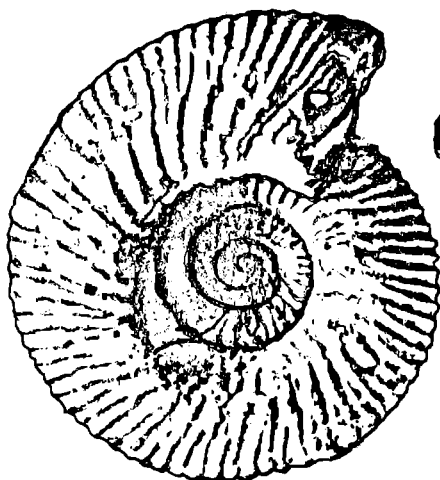
1b



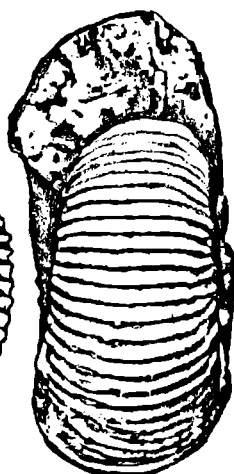
1c



2a



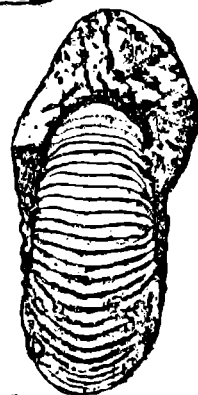
3a



3b



2b



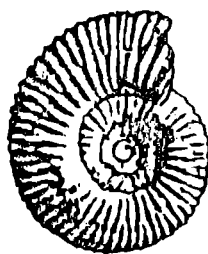
2c



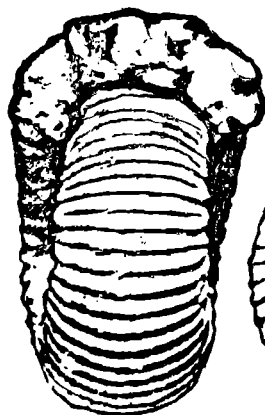
4a



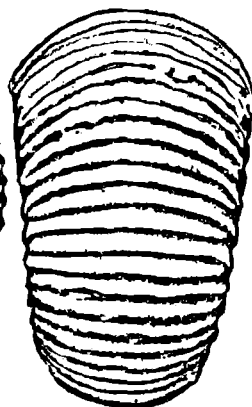
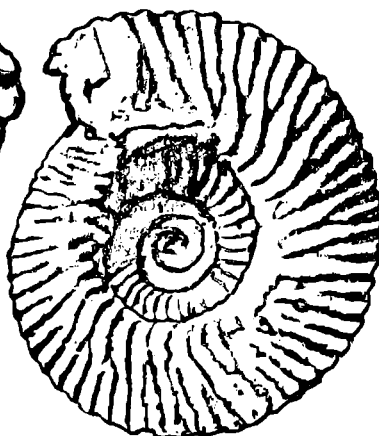
5b



5a



6b



меледина (1977, табл. 21-24, рис. 1), из зоны *Platmae* в Анабарском заливе на севере Сибири.

Paracudoceras меньше по размеру, имеют более мелкие рёбра меньших диаметров и менее выпукло.

Распространение. До сих пор чётко охарактеризован лишь на Джеймсон-Ланд; обнаружен там на многих местонахождениях вокруг Фоссилбёра и Олимпена. Самые хорошие обнажения зарегистрированы в районе местонахождения 43, к юго-западу от Фоссилбёра. Здесь этот вид обнаружен в больших количествах на трёх чётко обозначенных конкреционных уровнях (слои 9, 11, 13 в) и серии высокоглауконитовых сланцев мощностью 1,5 м.

Объяснение к таблице 3

Рис. 1-6. *Cudoceras apertum* sp. nov. 1 - Аллотип [м]

(M G U H 16575); тот же слой и местонахождение, что и у голотипа (табл. 3). 4, 5 - паратипы [м] (M G U H 16579, 16580), полностью разделены перегородками, но фраммоконы целые, 2, 3, 6 - паратипы [м] (M G U H 16576 - 16578); все полностью разделены перегородками нулевыми; видна изменчивость закручивания и рвистость на внутренних оборотах, 2-6 - Разрез 43, слой 11, юго-западные склоны Фоссилбёра, Джеймсон-Ланд; зона *Apertum*, горизонт β .

Если сбор образцов по комплексам проводить отдельно, то комплексы различимы; наблюдаются лишь незначительные отличия в диапазонах изменчивости основных признаков. Наиболее молодой из трёх комплексов включает наиболее эволютивные экземпляры, с самыми крутыми умбиликальными стенками и самыми острыми умбиликальными краями. Таким образом, эти три комплекса характеризуют три последовательных эволюционных фаунистических горизонта (в том значении, которое они имели в предыдущих дискуссиях) могут быть обозначены как α , β и γ . Весь типовый материал взят в горизонте β ассоции-

ирующие комплексы *Kerplerites* также различимы. Небольшие коллекции, собранные на других местонахождениях, не всегда можно отнести к определенному горизонту; возможно, они собраны из нескольких горизонтов.

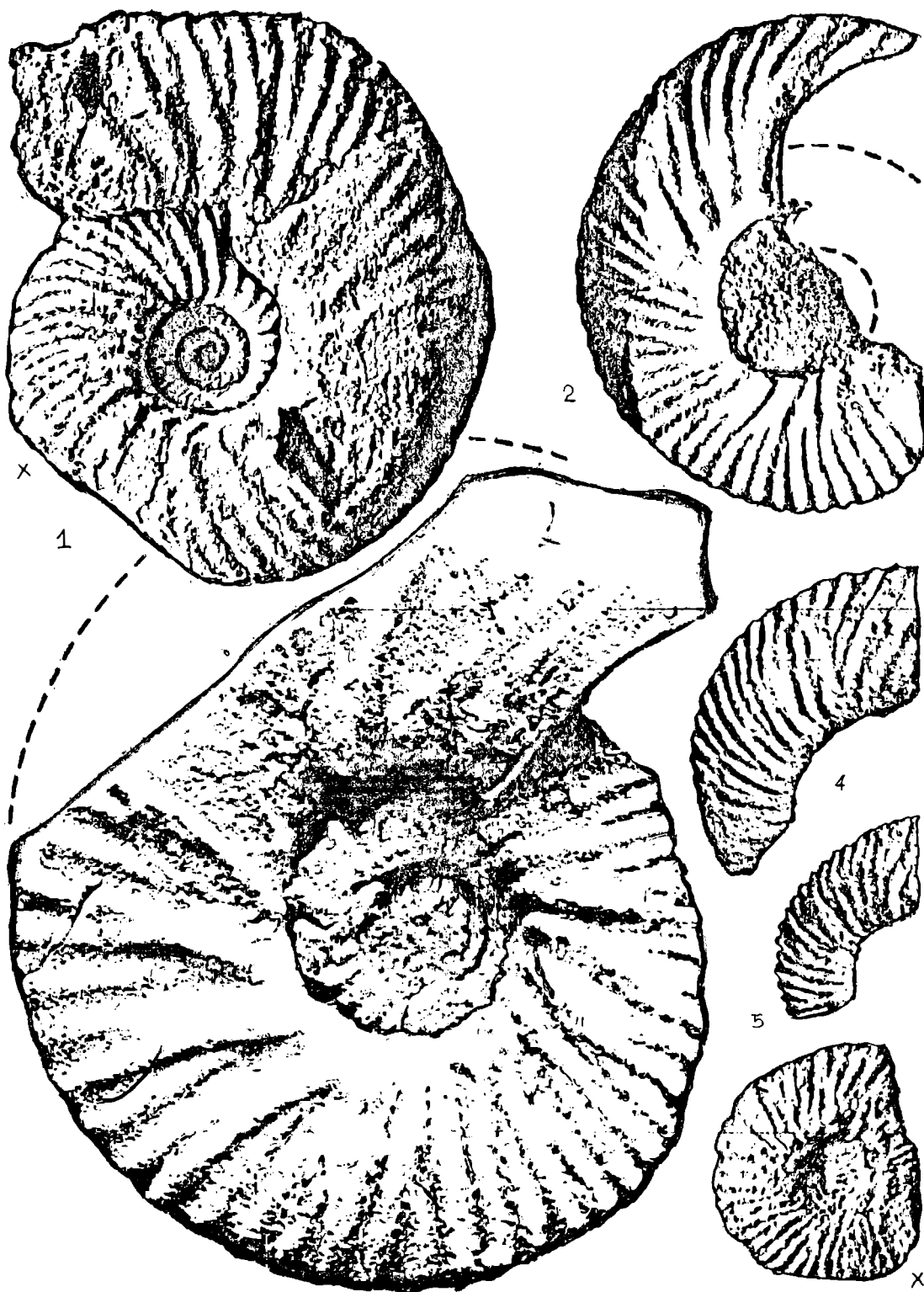
Возраст. керплеритиды из зоны *Apertum* включают *K. traitlensis* Donovan, 1955, и очень напоминают *K. kerpleri* (Orpel), типичные представители которых встречаются в самой нижней брахиоподовой, бифоне верхнего корнорама Англии - зоне *siddingtonensis* Дуглеса и Аркелла. Таким образом, горизонт *K. kerpleri* становится самым нижним в зоне и подзоне *Macrocerphalus* и, следовательно, представляет келловейский ярус в определении келломена (1964). Граница баты и келловей в boreальной области в связи с этим проводилась в основании зоны *Apertum*, поскольку эта наиболее близкая корреляция из всех возможных. Сходство между *C. apertum* и *C. frearsi* подтверждает такую корреляцию, так как последний, согласно повторному определению по неотипу, также присутствует в слонх с *Macrocerphalites* в зоне *Elatmae*, гораздо ниже зоны *Calloviense*. Основным элементом фауны зоны *Elatmae* - сам *C. elatmae*, в свою очередь, очень напоминает *C. quenstedti* Spath в "главном пласте оолита с макроцефалитами в Швабии, о котором говорилось ранее и который непосредственно перекрывает горизонт *K. kerpleri*. Возраст *C. apertum*, близкий к основанию келловей, таким образом подтверждается, однако, это может быть просто верхний бат.

Cadoceras nordenskiöldi sp. nov.

Таблица I, рис. 4; таблица 4, рис. 1-6.

1904. *Olcostephanus* Neumayr (*Sibirskites*, Pavlow and Lampugh) nov. sp.; Мадсен, стр. 195, табл. 10, рис. 2.

Материал. Голотип [М] (табл. I, рис. 4) (MGUH 19581 ex GGU 185619) и паратип [М] (табл. 4, рис. 3) (MGUH 16582 ex YHO



23II), с юго-западных склонов Фоссилбьерга, разрез 43, слой 20 и 44, слой II, соответственно. Экземпляр Мадсена, несомненно, взят там же. Аллотип [м] (табл. 4, рис. 6) (MCUN 16585 ex JNC 3560), западный склон Фоссилбьерга, разрез 44, слой II. Кроме того, в том же районе и на северо-восточных склонах Олимпена, разрез 59 - собрано еще около 20, подобных образцов, в большей или меньшей степени фрагментарных. Весь материал разрушен.

Этимология. Назван в честь Отто Норденшельда, который, будучи участником датской экспедиции в Восточную Гренландию под руководством Хартса в 1900 году, нашёл и привёз образец, который был описан Мадсеном. Однако точное место и горизонт неизвестны; в связи с этим, лучше выбрать в качестве типового экземпляра такой, местонахождение которого точно установлено.

Описание. Микроконхи и внутренние обороты макроконхов неразличимы до 40 мм: они эволютные, с грубой ребристостью, как и многие другие ранние *Cadoceras*. У макроконхов развиваются эволютивные внутренние обороты с грубой и неравномерной ребристостью. Точная степень выпуклости может быть заморена по разрушенному материалу; она всегда небольшая и не могла превышать 50% от диаметра даже у наиболее выпуклых разновидностей. Максимальный диаметр составляет 130-150 мм.

Объяснение к таблице 4.

Рис. 1-5. *Cadoceras Nordenfjeldi* sp. nov. 1 - Взрослый экземпляр [м] (MCUN 16583), точка 880 м, к северо-востоку от Олимпена, кровля, зона Nordenfjeldi, горизонт α . 2 - Небольшая, возможно преждевременно взрослая особь [м] с конечной перистой и пережимом (MCUN 16584), разрез 44, слой II, склоны к западу от Фоссилбьерга; тот же горизонт. 3 - Паратип [м] (MCUN 16582), вблизи разреза 44, но выше, зона Nordenfjeldi, горизонт β . 4-6 - фрагменты жилой камеры и долей, но разрушен-

ный взрослый экземпляр [м] (игоц 18585, 16586 в, в),
местонахождение и уровень, как на рис. 2, горизонт α

Сравнение. Характерные особенности этого вида - эволютное завершение и густые рёбра на внутренних оборотах, переходящие в очень крупные, крепкие рёбра на внешних оборотах. Сходные примеры литературы - это изображения некоторых форм из северной Сибири: *C. (Catacaoceras)* *laptevi bouček* (1960, табл. I, 2, рис. I [м]; Меледина, 1977, табл. 38, рис. I; табл. 39, рис. 2 [м]; табл. 8, рис. 4; табл. 15, рис. 3 [м] и *C. (Streptococeras)* *aff. kialagvikense imay*; Меледина (1977, табл. 24, рис. 2; табл. 25, рис. I [м]) - все они из Оленекской бухты. Однако они более выпуклые и менее серпентикорические, чем Гренландские формы; единственное независимое указание на их возраст - это их стратиграфическое положение (Меледина, 1977, стр. 187) и толще сланцев с конкрециями мощностью около 17 м, между косой внизу и *C. smilanthus*, который указывает на зону *Catant-*
ensis, наверху. Таким образом, не следует исключать возможность того, что их возраст - все ещё верхний оолт, поскольку в Гренландии другие также сходные с ними формы, напоминающие *C. subcatostoma Voronets* и *C. ventroplanum Voronets* (1962) из низовья Лены обнаружены в зоне *Variable*.

Распространение. Обнаружен до сих пор лишь на Джеймсон-Ланде, вокруг западных склонов Фоссиловата и северо-восточных склонов Олимпы. Однако слои такого же возраста гораздо шире распространены в районе. То, что аммониты не обнаружены несомненно, является следствием отсутствия конкреционного отвердения мшрких, слю-
дистых и в настоящее время сильно выветрелых сланцев. Однако их отсутствие за пределами Восточной Гренландии, вероятно, имеет ка-
кое-то значение; и *C. nordenskiöldi* оказывается по-настоящему

локальным эндемичным видом.

Возраст и ассоциации. *C. porcupinoides* встречается главным образом на двух уровнях - в конкреционных мелкозернистых песчаниках, примерно на 6 м и II м выше глауконитовых песчаников зоны *Aprelim*. После этих слоёв наблюдаются незначительные фациальные изменения, и, возможно, эти слои знаменуют собой перемены в осадконакоплении. В них много аммонитов, которые типичны для эндемичных комплексов, но всегда разрушены. Эти два комплекса также имеют морфологические различия и могут быть обозначены как α и β . Более ранние формы в α несколько меньше, чем в β и их рубрированность не такая грубая. Типы [м] взяты с уровня β оба комплекса сопровождаются редкими экземплярами типичных *C.* (*paracacoceras*), довольно мелкими, выпуклыми и гладкими и *carple-rites* sp. В более верхних слоях их сменяют *Cacoceras* s.s. из зоны *Calloviense*. Таким образом, их возраст должен быть эквивалентен возрасту нижней части зоны *Macroseriale* в Квропе.