

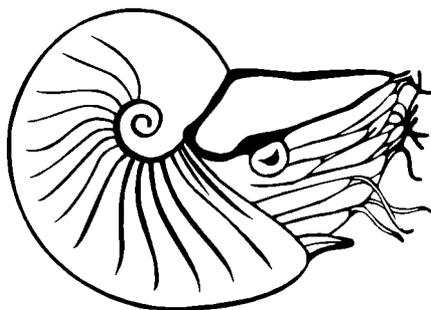
РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК
ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ

ИСКОПАЕМЫЕ ЦЕФАЛОПОДЫ:

НОВЕЙШИЕ ДОСТИЖЕНИЯ
В ИХ ИЗУЧЕНИИ



МОСКВА 1999



**Russian academy of sciences
Paleontological Institute**

**FOSSIL CEPHALOPODS:
RECENT ADVANCES
IN THEIR STUDY**

Editors:

**corresponding member of RAS A.Yu.Rozanov
doctor of biological sciences A.A.Shevyrev**

Moscow 1999



Российская академия наук
Палеонтологический институт

**ИСКОПАЕМЫЕ ЦЕФАЛОПОДЫ:
НОВЕЙШИЕ ДОСТИЖЕНИЯ
В ИХ ИЗУЧЕНИИ**

Ответственные редакторы:
член-корреспондент РАН А.Ю.Розанов
доктор биологических наук А.А.Шевырев



Москва 1999

УДК 564.5

ISBN 5-201-15403-4

Утверждено к печати Ученым советом Палеонтологического института РАН

ИСКОПАЕМЫЕ ЦЕФАЛОПОДЫ: НОВЕЙШИЕ ДОСТИЖЕНИЯ В
ИХ ИЗУЧЕНИИ. Российская академия наук, Палеонтологический
институт; под ред. А.Ю.Розанова и А.А.Шевырева. - М.: ПИН РАН, 1999.
- 306 с., ил., 37 фототаблиц. ISBN 5-201-15403-4

Сборник статей, посвященный 100-летию со дня рождения
выдающегося отечественного палеонтолога и аммонитолога
В.Е.Руженцева. ISBN 5-201-15403-4

ISBN 5-201-15403-4

© Коллектив авторов, 1999

© ПИН РАН, 1999

НАУЧНОЕ ИЗДАНИЕ

*К 100-летию со дня рождения
Василия Ермолаевича Руженцева*



BT [Signature]

ПРЕДИСЛОВИЕ

Настоящий сборник посвящен памяти В.Е.Руженцева - одного из выдающихся палеонтологов уходящего столетия. Две области науки привлекали его пристальное внимание: позднепалеозойские аммоноидеи и биохронология верхнего палеозоя. И в той, и в другой он оставил глубокий след.

Опираясь на онто-филогенетический метод исследования, В.Е.Руженцев разработал классификацию палеозойских аммоноидей, которую приняли не только отечественные, но и зарубежные палеонтологи. На примере этой группы моллюсков он смог наглядно продемонстрировать ряд основных принципов классификации и некоторые общие закономерности эволюции. Большое внимание уделял В.Е.Руженцев и вопросам биостратиграфии. Он выделил серию последовательных комплексов аммоноидей, которые легли в основу современной зональной схемы карбона. Им же разработана общепринятая ныне ярусная шкала нижней перми.

Более подробно жизнь и творчество В.Е. Руженцева рассмотрены в статье А.А. Шевырева, открывающей этот сборник. Остальные статьи, авторами которых являются как российские, так и зарубежные исследователи, касаются некоторых общих проблем и различных аспектов изучения цефалопод.

Внимание А.В.Попова привлек принцип основного звена развития, предложенный В.Е.Руженцевым в качестве одного из методов изучения филогении. Этот принцип основан на признании того факта, что развитие отдельных филогенетических ветвей

имеет направленный (канализованный) характер. Задача исследователя заключается в том, чтобы увидеть эту тенденцию, уловить момент ее зарождения и проследить ее дальнейшее развитие.

Как известно, В.Е.Руженцев, вслед за О.Шиндевольфом, не принял популярную идею стратотипа - конкретного типового разреза. Он противопоставил ей идею биохронотипа - глобального комплекса ископаемых, характеризующих определенный стратон. Эта идея оказалась созвучной представлениям С.С.Лазарева об архетипе как «идеальном глобальном обобщении». В своей статье, публикуемой в данном сборнике, он вновь бросает камень в хроностратиграфию, которую рассматривает как «тупиковый путь развития науки» и форму «массового безумия». Вряд ли можно согласиться со столь суровым приговором. Ведь именно под флагом хроностратиграфии во второй половине XX века были достигнуты впечатляющие успехи в геологии: разработаны детальные стратиграфические шкалы и составлены уточненные схемы межрегиональной корреляции. Напротив, идея архетипа еще должна доказать свои практические возможности в стратиграфии.

Ричард Дэвис, Ройал Мейпс и Сузан Клофак посвятили свою статью организмам, которые поселялись на раковинах цефалопод. Обычно их называют эпибионтами или эпизоями. Предлагается сохранить название «эпизои» за теми организмами, которые жили или живут на поверхности других живых организмов. Все организмы, которые поселяются на поверхности или внутри любого

твёрдого объекта (живого, мертвого или неорганического), предлагается называть «эпи-колями». Описаны примеры эпиблей, в том числе и эписой, на раковинах девонских и каменноугольных цефалопод.

И.С.Барсков попытался ответить на интригующий вопрос, почему аммоноидеи имели сложные перегородки и лопастные линии. Он полагает, что усложнение этих структур связано не только с потребностью укрепления раковины, но и с совершенствованием механизма плавучести, в частности с необходимостью заполнения жидкостью воздушных камер при погружении животного. Образование рассеченных лопастей и седел у аммоноидей было обусловлено необходимостью постоянно удерживать определенное количество камерной жидкости в изгибах перегородок.

Дитер Корн считает, что описания девонских аммоноидей должны сопровождаться не только рисунками лопастных линий, но и изображениями их перегородок. Он предлагает метод объемного проектирования перегородок, который позволяет рассматривать эти элементы раковины спереди, сбоку и с вентральной стороны.

Статья Л.А.Догужаевой посвящена описанию челюстных аппаратов аммоноидей. Они были обнаружены автором в коллекциях цефалопод, собранных В.Е.Руженцевым и его женой И.В.Хворовой из верхнего карбона Южного Урала.

М.Ф.Богословская, Л.Ф.Кузина и Т.Б.Леонова представили оригинальную схему классификации позднепалеозойских аммоноидей, основанную на анализе новейших данных об их морфологии, стратиграфии и географии.

Брюс Сондерс и Д.Уорк описали результаты проведенной ими ревизии некоторых раннекаменноугольных аммоноидей, в ходе которой уточнили диагнозы ряда родов.

Лиза Микс и Уолтер Мангер пересмотрели диагноз типового вида раннекаменноугольного рода *Fayettevillea*, опираясь на первые находки взрослых экземпляров этого вида в типовой области его распространения, и выделили новый род *Pseudofayettevillea* с единственным видом *Ps. gordonii* sp. nov. из верхних фейетвиллских сланцев Арканзаса.

Алан Титус привел новые данные о биостратиграфии верхнемиссисипских сланцев Барнетт в Техасе. Опираясь на распределение аммоноидей, он выделил в этих сланцах три биозоны, отвечающие верхам визе, пендлскому и арнсбергскому ярусам западноевропейской шкалы.

Юрген Кулльман и С.В.Николаева проанализировали характер смены аммоноидей на рубеже нижнего и среднего карбона и предложили зональную схему для низов среднего карбона.

Чжоу Зурен, Брайан Гленистер, У.Ферниш и Клод Спиноза в результате таксономической и хронологической ревизии пермских аммоноидей выявили многократный характер их вымирания, эпизоды которого были связаны с экологической дифференциацией, контролировавшейся эвстатическими циклами третьего порядка.

Ф.А.Журавлева и Л.А.Догужаева изучили под сканирующим электронным микроскопом внутреннее строение хорошо сохранившихся раковин псевдортоцерид из фамена Армении и актиноцерид из среднего ордовика Сибири. Они нашли в камерных отложениях псевдортоцерид округлые образования, которые интерпретируют как полости, оставшиеся на месте сосудов. Авторы считают, что в камерах находилась мягкая ткань, в которой располагались эти сосуды и которая секретировала камерные отложения.

Л.А.Догужаева и А.А.Школин изучили под электронным микроскопом строение сифона у рода «*Loxoceras*» из верхнего визе Русской платформы. Они обнаружили в нем отложения, пористый характер которых, вероятно, не мешал сообщению между сифоном и камерами. Возможно, эти отложения служили аккумуляторами сифонной жидкости, необходимой для регулирования плавучести.

Завершает сборник статья А.А.Шевырева об аммонитовых зонах индского яруса триаса и их корреляции.

Мы выражаем признательность зарубежным коллегам, которые, отдавая должное научным заслугам В.Е.Руженцева, с готовностью откликнулись на приглашение принять участие в этом мемориальном сборнике.

А.А.Шевырев

ПАМЯТИ ВАСИЛИЯ ЕРМОЛАЕВИЧА РУЖЕНЦЕВА

(1899-1978)

Профессор В.Е.Руженцев широко известен среди палеонтологов мира своими выдающимися исследованиями палеозойских аммоноидей. Используя онто-филогенетический метод, он разработал их систему и реконструировал родственные связи между крупными таксонами этой группы цефалопод. Не менее велик его вклад в стратиграфию верхнего палеозоя. Опираясь на комплексы аммоноидей, он выделил в верхнем карбоне жигулёвский и оренбургский, а в нижней перми - ассельский и сакмарский ярусы, составил зональную схему верхнего палеозоя.

Memorial to Vasily Ermolaevich Ruzhencev (1899-1978)

A.A.Shevyrev

Abstract. Professor V.E.Ruzhencev is widely known among the paleontologists of the world by his outstanding researches of Paleozoic ammonoids. Using the onto-phylogenetic method he worked out their system and reconstructed the relationships of higher taxa in this cephalopod group. V.E.Ruzhencev's contribution to the Upper Paleozoic biochronology is also great. On the basis of the ammonoid assemblages he recognized first the Zhigulevian and Orenburgian stages in the Upper Carboniferous, the Asselian and Sakmarian stages - in the Lower Permian, composed the ammonoid zonal scheme of the Upper Paleozoic.

4 апреля В.Е.Руженцеву исполнилось бы 100 лет. Он родился на Смоленщине. Рано лишился отца. Поступив в Смоленское реальное училище, вынужден был давать платные уроки, чтобы поддержать свое существование. После окончания училища в 1918 г. некоторое время работал учителем, а затем инструктором отдела народного образования.

В 1921 г. был направлен на учебу в Московскую горную академию, где слушал лекции А.Д.Архангельского и Н.С.Шатского. С отличием окончив ее, в 1928-1934 гг. работал геологом в Наркомате путей сообщения, Научном институте по удобрениям и Нефтяном геологоразведочном институте. В этот период занимался проблемами геологии и нефтегазоносности Кавказа, Эмбы и Урала, изучал месторождения фосфоритов Западного Казахстана и Поволжья, калийных солей Средней Азии и т.д.

В 1934 г. в связи с развертыванием нефтепоисковых работ в районе Второго Баку В.Е.Руженцев был переведен в трест «Востокнефть», где работал старшим геологом, а затем начальником экспедиции. Много внимания уделял стратиграфии верхнего палеозоя Южного Урала. В 1933-1936 гг. публикует ряд статей о позднекаменноугольных-раннепермских аммоноидеях Южного Урала и начинает думать о серьезной работе по их изучению.

В 1937 г. наступил новый этап в жизни Василия Ермолаевича - он был зачислен в Палеонтологический институт, где вскоре возглавил отдел беспозвоночных, а два года спустя, после разукрупнения этого отдела, стал заведующим лабораторией высших моллюсков. С этого поворотного момента началась его плодотворная деятельность по изучению палеозойских аммоноидей, продолжавшаяся 40 лет.

По предложению директора Палеонтологического института акад. А.А.Борисяка Василий Ермолаевич направил свои усилия на изучение онтогенетических изменений и выяснение филогенетических связей позднепалеозойских аммоноидей. Подобные исследования в 70-е годы прошлого века начал А.П.Карпинский на примере уральских пролеканитид. Василий Ермолаевич продолжил их на более обширном материале. За очень короткий срок, всего лишь в течение одного года, он закончил монографию под названием «Опыт естественной систематики некоторых верхнепалеозойских аммонитов», которую опубликовал в 1940 г. и успешно защитил как докторскую диссертацию. В этой работе были заложены те идеи, которые получили дальнейшее развитие в его последующих трудах. Главная из них состояла в признании онтогенетического метода изучения аммоноидей как основного инструмента, необходимого для построения их филогенетической системы.

После небольшого перерыва, вызванного Великой Отечественной войной, когда В.Е.Руженцев занимался поисками погребенных нефтеносных структур в Башкирии, он снова вернулся к изучению позднепалеозойских аммоноидей, для сбора которых организовал ряд тематических экспедиций на Южный Урал. В 1949 г. выпускает крупную монографию по систематике и эволюции проноритид и медликоттиид, которая представляет детальное онто-филогенетическое исследование двух позднепалеозойских семейств. За эту работу Василий Ермолаевич получил премию А.П.Карпинского.

В 50-е годы В.Е.Руженцев завершает многолетние исследования позднепалеозойских аммоноидей четырьмя крупными монографиями. В них огромный фактический материал описывается и оценивается с онто-филогенетических позиций. Обильные коллекции хорошо сохранившихся аммоноидей были использованы для онтогенетических исследований и построения конкретных филогенетических серий, что позволило решить многие спорные или неясные вопросы филогении и систематики.

Большое внимание уделял Василий Ермолаевич и проблемам теоретической палеонтологии. В частности им были освещены такие вопросы, как методика и принципы исследования, взаимоотношения индивидуального и исторического развития, эволюция и функциональное значение перегородок у аммоноидей, генетическая терминология и типы эволюционных изменений лопастной линии,

аналогия и гомология различных элементов перегородки и т.д. В работах Василия Ермолаевича приведены исключительные по своей ясности и убедительности примеры рекапитуляции в историческом развитии аммоноидей.

Представления В.Е.Руженцева об общих закономерностях эволюционного процесса нашли наиболее полное выражение в его капитальном труде «Принципы систематики, система и филогения палеозойских аммоноидей» (1960). В первой части этой книги подробно изложена теория филогенетической систематики. Здесь рассмотрены типы систем, проблема взаимоотношения онтогенеза и филогенеза (онтогенетическая рекапитуляция, модусы онто-филогенетических изменений и примеры онтогенетического ускорения), вопросы филогенетической систематики (взаимоотношения систематики и филогении, реальность и признаки таксономических категорий, проблема перехода в систематике), принципы филогении и систематики (хронологический, принцип гомологий, онтогенетический, принцип основного звена и хорологический). Во второй части подробно описаны система и филогения палеозойских аммоноидей. Первый раздел этой книги был переведен на ряд иностранных языков, вызвав большой интерес среди палеонтологов и биологов. Разработанная Василием Ермолаевичем система аммоноидей была принята в соответствующем томе «Основ палеонтологии» (1962).

По инициативе и под руководством В.Е.Руженцева в Палеонтологическом институте ставились и осуществлялись крупные обобщающие работы и коллективные тематические исследования. Среди последних особого внимания заслуживает большая монография «Развитие и смена морских организмов на рубеже палеозоя и мезозоя», опубликованная в 1965 г. Эта работа получила большой отклик как среди отечественных, так и зарубежных палеонтологов.

В.Е.Руженцеву принадлежит идея составления глобальных сводок по крупным группам ископаемых организмов, характеризующим отдельные этапы развития Земли. Их образцом может служить фундаментальная работа самого Василия Ермолаевича (в соавторстве с М.Ф.Богословской) «Намюрский этап в эволюции аммоноидей», опубликованная двумя книгами (1971, 1978). В ней приведен глобальный обзор всех намюрских аммоноидей, образующих самый богатый аммоноидный комплекс в карбоне. На территории бывшего СССР он насчитывает около 250 видов, пред-

ставляющих 100 родов. В этой же работе предложены новая филогенетическая схема и классификация позднепалеозойских гониатитов.

Занимаясь изучением амmonoидей, Василий Ермолаевич никогда не забывал об их прикладном стратиграфическом значении. Скептически относясь к популярной идее глобальных стратотипов, имеющих, по его мнению, сугубо региональное значение, он полагал, что каждый стратон общей стратиграфической схемы должен контролироваться соответствующим биохронотипом, т.е. определенным стандартным комплексом амmonoидей. Опираясь преимущественно на разрезы Урала и некоторых других регионов, В.Е.Руженцев разделил каменноугольную систему на 17 аммонитовых родовых зон, сгруппировав их в 10 ярусов. До работ Василия Ермолаевича позднекаменноугольные амmonoидеи в СССР не были известны. Ему принадлежит первое их описание. Изучение этих амmonoидей привело его к разделению верхнего карбона на два яруса - жигулевский и оренбургский.

Прежде все раннепермские амmonoидеи относились к одному артинскому ярусу, выделенному А.П.Карпинским. Василий Ермолаевич показал, что они в действительности образуют три комплекса - ассельский, сакмарский и артинский, которые послужили основанием для выделения двух дополнительных ярусов - ассельского и сакмарского.

Перу В.Е.Руженцева принадлежат более 130 научных работ, в том числе 17 монографий. Многие из них стали настольными книгами палеонтологов мира и получили высокое признание специалистов.

Василий Ермолаевич вел большую научно-организационную работу. Он руководил деятельностью созданной им лаборатории высших моллюсков в Палеонтологическом институте, активно сотрудничал в научном совете по проблеме «Пути и закономерности исторического развития животных и растительных организмов», в каменноугольной и пермской комиссиях МСК, был членом комиссии по присуждению премии А.Н.Северцова, ряд лет работал в комиссии ВАК. Он был инициатором и организатором ряда всесоюзных палеонтологических совещаний, конференций и коллоквиумов, на которых выступал с глубокими проблемными докладами.

Организаторский талант В.Е.Руженцева особенно ярко проявился в процессе составления и издания фундаментального 15-томного руководства «Основы палеонтологии». Как заместитель главного редактора он вместе с Ю.А.Орловым провел трудоемкую и ответственную орга-

низационную работу по подбору громадного коллектива авторов (около 250 человек), лично составил общий план «Основ» и единую форму описания таксонов, вместе с издательством Академии наук разработал план издания и оформления всех томов. Четкое планирование, выработка единой формы описания и ее строгое соблюдение, регулярная проверка исполнения - все это определило успешное завершение издания «Основ палеонтологии». И в этом огромная заслуга Василия Ермолаевича. В 1967 г. вместе с главным редактором «Основ палеонтологии» Ю.А.Орловым и двумя его заместителями Б.С.Соколовым и Б.П.Марковским В.Е.Руженцев был удостоен Ленинской премии.

С момента основания «Палеонтологического журнала» в 1959 г. В.Е.Руженцев являлся заместителем главного редактора, а после смерти Ю.А.Орлова в 1966 г. - главным редактором. Он написал для журнала ряд программных передовых и методических статей. Научная строгость журнала, его дух и стиль определялись Василием Ермолаевичем.

К числу важнейших заслуг В.Е.Руженцева относится создание отечественной школы палеонтологов-цефалоподчиков. Он проявлял большую заботу о воспитании и росте научных кадров, уделяя постоянное внимание и оказывал помощь многим молодым специалистам. Не боялся ставить перед начинающими исследователями серьезные проблемы, поручал им выполнение крупных тем, внимательно следя, особенно на первых порах, за проводимой работой и умело направляя ее.

Разработанные Василием Ермолаевичем теоретические основы систематики и методы онто-филогенетических исследований с успехом используются российскими палеонтологами и нашли сторонников среди зарубежных специалистов. На консультации к нему приезжали многие аммонитологи, причем не только начинающие, но и крупные специалисты. Большой вклад, внесенный В.Е.Руженцевым в изучение стратиграфии верхнего палеозоя, в обоснование ярусного и зонального расчленения карбона и перми, в разрешение сложных стратиграфических проблем, снискал ему огромный авторитет среди геологов.

Выдающиеся успехи в научной и организационной деятельности Василия Ермолаевича во многом определялись его личными качествами - широтой кругозора, принципиальностью, необычайным трудолюбием и удивительной работоспособностью, исключительной собранностью и высокой требовательностью как к себе, так и к другим. Его работы от-

личаются четкостью и ясностью изложения, строгим и всесторонним учетом фактов, логичностью выводов. Василий Ермолаевич был человеком твердых убеждений. Он смело отстаивал свои научные взгляды даже в том случае, если они шли вразрез с общепринятыми представлениями. Ему были чужды увлечения всякими модными теориями. Громкие имена в науке не имели для него значения. Он признавал единственно авторитет фактов.

Все работавшие с В.Е.Руженцевым получали большое удовлетворение от общения с ним. Ученики и сотрудники лаборатории Василия Ермолаевича всегда пользовались его советами и замечаниями, ощущали его постоянную помощь и поддержку, видели в нем не только строгого и требовательного руководителя, но и доброго, отзывчивого человека, душевного и внимательного старшего товарища, всегда готового поделиться своим богатым жизненным и научным опытом.

Судьба свела меня с Василием Ермолаевичем поздним летом 1954 г., когда, окончив Московский университет, я получил распределение в Палеонтологический институт и стал младшим научным сотрудником лаборатории высших моллюсков. Уже тогда я понял, что мне здорово повезло. Впервые переступая порог Палеонтологического института, я не смог сдержать счастливых слез. То было славное время. 50-е годы - это начало того периода, который Б.С.Соколов позже справедливо назвал «золотым веком» советской геологии и палеонтологии. Директором института тогда был Ю.А.Орлов. Кроме В.Е.Руженцева, здесь работали И.А.Ефремов, К.К.Флеров, Д.В.Обручев, Б.Б.Родендорф, Р.Ф.Геккер, Т.Г.Сарычева, А.Г.Вологдин, Т.А.Добролюбова, М.И.Шульга-Нестеренко... Каждое из этих имен - краса и гордость отечественной палеонтологии. Это были самобытные и яркие люди. К сожалению, уже никого из них нет в живых. Один за другим они уходили из жизни. Порой мне кажется, что я присутствую на бесконечном исполнении «Прощальной симфонии» Гайдна: каждый оркестрант, закончив свою партию, складывает инструмент, гасит стоящую перед ним свечу и тихо удаляется со сцены, на которой становится все темнее и темнее...

В институте я должен был заняться изучением триасовых цератитов, используя онтофилогенетический метод, достоинства которого продемонстрировал В.Е.Руженцев на примере палеозойских аммоноидей. Поскольку фактического материала у меня еще не было и мне предстояло собрать его в предстоящих

экспедициях, я некоторое время посвятил себя целиком знакомству с литературой. Вскоре я убедился, что онтогенетическая рекапитуляция, на которую опирался Василий Ермолаевич, признается далеко не всеми палеонтологами и биологами. Некоторые из них полностью отвергали биогенетический закон Мюллера-Геккеля, с иронией отмечая, что он заставляет каждый организм забираться на свое филогенетическое древо. Противники онтогенетического метода, например английские палеонтологи Л.Спат и У.Аркелл, полагали, что изучение онтогенеза - бесполезное занятие, а связанное с ним развертывание раковин может привести лишь к уничтожению палеонтологических коллекций.

Не имея еще собственного опыта за плечами, я растерялся. Мне казались в равной степени убедительными доводы как сторонников, так и противников онтогенетического метода. В этой связи я вспоминаю одну хасидскую притчу. Приходит к раввину женщина и жалуется на свою соседку. «Ты права, женщина», - сказал ей раввин. А на следующий день приходит к нему та самая соседка с жалобой на предыдущую посетительницу. «Ты права, женщина», - сказал и ей раввин. «Как же так, - возмутилась жена раввина, слышавшая все это. - И та у тебя права, и эта». «И ты права, жена», - вздохнув, сказал ей раввин. В ту пору я был очень похож на этого рабби.

Василий Ермолаевич с интересом наблюдал за моими метаниями и терзаниями. «Что ему книга последняя скажет, то ему сверху на душу и ляжет», - добродушно подтрунивал он надо мной, цитируя строки из некрасовской поэмы «Саша». Не торопя и не оказывая на меня никакого давления, Василий Ермолаевич терпеливо ждал, когда я пристану к определенному берегу. На первых порах он контролировал мою работу, проверяя точность моих измерений раковин, верность зарисовок лопастных линий и правильность описаний, но после того, как я защитил кандидатскую диссертацию, предоставил мне полную свободу действий.

Василий Ермолаевич оказал огромное влияние на мое формирование как палеонтолога и не столько поучениями и нравоучениями, сколько своим личным отношением к науке, которое я мог наблюдать, работая с ним бок о бок долгие годы. Сейчас, взглядываясь в прошлое, которое уходит от нас все дальше и дальше, попробую вспомнить характерные черты моего учителя, во многом определяющие для меня его образ.

Согласно Оствальду, всех ученых можно разделить на два типа: классиков и романтиков.

Классики медлительны и тяжеловесны. Романтики быстры, дерзки, ослепительны и легкомысленны. Отсюда происходит склонность классиков к одиночеству, а романтиков - к общительности. Классики уходят в себя, а романтики пленяют на лекциях, блистают в обществе, наносят меткие удары в спорах и стремятся занять центральное положение в обществе. Если следовать этой классификации, Василий Ермолаевич был скорее классиком. Он не любил публичных выступлений и предпочитал произнесенному слову слово печатное. Описывать и публиковать призывал он своих коллег. Его больше привлекала тишина рабочего кабинета, чем шумный спор научных заседаний.

Одна из наших поэтесс заметила как-то: «Все сказано на свете, несказанного нет». И тут же добавила: «Но вечно светит людям несказанного свет». «Свет несказанного» манил и привлекал к себе Василия Ермолаевича. Открывать и говорить миру неведомое - вот настоящее призвание и долг ученого, по его утверждению.

Но чтобы добиться успехов на этом пути, нужно много и упорно работать. Удача не посещает ленивых. В свое время Юрий Олеша сформулировал писательское правило: ни дня без строчки. У Василия Ермолаевича было аналогичное требование: каждый день откладывать по кирпичику. Это значит - заканчивать рабочий день отпрепарированной раковинкой, законченными измерениями, зарисовкой лопастной линии или описанием очередного таксона.

Все выводы и построения в палеонтологии опираются на факты. Отсюда вытекает повышенная требовательность к фактическому материалу. Неточная привязка к разрезу палеонтологического образца может привести к ошибочным филогенетическим и стратиграфическим выводам. Поэтому с фактами в палеонтологии следует обращаться осторожно, как с ядами, неустанно повторял Василий Ермолаевич. В своих выводах он всегда строго опирался на факты, стараясь избегать отвлеченных рассуждений и умозрительных заключений. Палеонтологический материал дает прекрасную возможность проследить закономерности эволюционного процесса, но не позволяет вскрывать их причины. Вслед за Ньютоном Василий Ермолаевич мог бы повторить: «Гипотез не измышляю».

Решая те или иные палеонтологические проблемы, Василий Ермолаевич стремился рассматривать их с глобальной точки зрения. Примером такого глобального подхода являются его монографии о намюрских амmonoидеях.

Говорят, что великий арабский ученый XI века Авиценна 41 раз прочитал «Метафизику» Аристотеля и ничего в ней не понял. Чтобы быть понятым, необходимо четко и ясно излагать свои мысли. Этого требовал от нас Василий Ермолаевич. Сам он писал удивительно просто и понятно.

У Василия Ермолаевича был взрывной темперамент. Всякая небрежность и любая халтура в работе выводили его из себя. Помню, во время экспедиции Василий Ермолаевич после долгих усилий выбил в одном из оврагов Поволжья образец для палеоэкологических исследований. Осторожно положив его на валун, он ушел в поисках нового образца. В это время наш коллектор, студент Плехановского института, подошел к валуну, увидел на нем образец и, не долго думая, ударил по нему молотком. Образец разлетелся вдребезги. Когда Василий Ермолаевич увидел, что случилось с плодами его трудов, он взорвался. В ужасе мы разбежались и попрятались в расщелинах оврага, бросив на произвол судьбы несчастного коллектора, который робко пытался оправдаться. Через некоторое время гроза стихла. Мы выглянули из своих укрытий. Василий Ермолаевич как ни в чем не бывало занимался поисками нового образца. Инцидент был исчерпан, Василий Ермолаевич больше не возвращался к этой злополучной истории. Он был великодушен, умел прощать и не помнил зла.

После смерти Василия Ермолаевича прошло уже 20 с половиной лет. Все эти годы я часто ловил себя на желании обсудить с ним ту или иную назревшую проблему. «А что бы сказал по этому поводу Василий Ермолаевич?» - думал я нередко, и мой вопрос повисал в воздухе.

Василий Ермолаевич был величайшим оптимистом. Он с верой и надеждой смотрел на будущее нашей науки. Переживая сейчас далеко не лучшие времена в истории нашей страны, не будем терять этой надежды и мы.

Сегодня вспоминая В.Е.Руженцева, мы, его ученики и последователи, с благодарностью произносим: «Учитель, перед именем твоим позволь смиренно преклонить колени».

Настоящий сборник - наша скромная дань его светлой памяти.

А.А.Шевырев

КОНЦЕПЦИЯ ОСНОВНОГО ЗВЕНА В.Е. РУЖЕНЦЕВА И ЕЕ РАЗВИТИЕ

А.В. Попов

Санкт-Петербургский государственный университет
Университетская наб., 7/9, Санкт-Петербург 199034, Россия

Выявление В.Е.Руженцевым главных свойств основного звена развития филогенетических групп открыло широкие возможности не только для детализации особенностей самого основного звена, но и позволило углубиться в общие закономерности эволюционного процесса. В основном звене развития любого филума можно выделить два компонента: ведущий и ограничивающий. Прогрессивные преобразования ведущего компонента организма, обеспечивающего процветание группы, сдерживаются ограничивающим компонентом, который наиболее тесно с ним взаимосвязан. Наследственное закрепление способов усложнения лопастной линии превратило ее в главный ограничивающий элемент основного звена развития аммоноидей, который определял эволюционную пластичность раковины и, следовательно, организма в целом. Способы усложнения лопастной линии в процессе филогенеза приобрели дополнительную функцию: они стали приспособлением для поддержания эволюционной пластичности раковины, которая осуществляется уже на макроэволюционном уровне и не связана непосредственно с функциями организма. Существование приспособлений, функционирующих исключительно в рамках макроэволюции, свидетельствует об определенной обособленности их от процессов микроэволюции, а также подтверждает реальность крупных филогенетических ветвей.

Concept of the main phylogenetic link proposed by V.E.Ruzhencev and its further development

A.V.Popov

Abstract. Essential characters of the main link in the history of phylogenetic groups revealed by V.E.Ruzhencev open wide possibilities not only for further detalization of the principle itself but give also an insight into the general laws of the evolutionary process. In the evolution of any phylum two components of the main link can be recognized, the leading and the limiting ones. Progressive transformations of the former, providing the flourishing of the whole phylum, are limited by the latter component. The mode of suture complication, inherited and retained during the course of evolution, became the principal limiting factor in the main developmental link of ammonoids, which determined the evolutionary plasticity of ammonoid shell and, consequently, that of the organism as a whole. Patterns of suture complication acquired an additional function during phylogenesis: they became an adaptation supporting plasticity of the shell, functioning already on the macroevolutional level, not directly related to other functions of the organism. Existence of such adaptations functioning exclusively on macroevolutional level is indicative of their certain independence from microevolutional processes, and confirms the reality of higher phylogenetic taxa.

Среди работ середины нашего века, посвященных проблемам эволюции, исследования В.Е. Руженцева занимают особое место. Его принцип основного звена развития выделяется не только смелостью и глубиной проникновения в эволюционное дви-

жение, но и тем, что он базируется на обширном, тщательно проработанном палеонтологическом материале, который характеризует огромный интервал палеозойского времени.

Теоретические разработки В.Е.Руженцева опираются на онто-филогенети-

ческие исследования аммоноидей А.П.Карпинского (1890) и закономерности эволюционного процесса, установленные А.Н.Северцовым (1914, 1939). Классические монографии А.П.Карпинского убедительно показали возможность достоверного и детального восстановления филогенеза аммоноидей на основе изучения онтогенетических преобразований лопастной линии. В.Е.Руженцев существенно расширил и углубил онто-филогенетический метод исследования аммоноидей. Большие тщательно проработанные коллекции палеозойских аммоноидей, документирующие значительный временной интервал их филогенеза, послужили В.Е.Руженцеву уникальным биологическим материалом для установления общих закономерностей эволюции.

Теоретические положения В.Е.Руженцева созвучны картине эволюционного процесса, нарисованной А.Н.Северцовым. Однако В.Е.Руженцев сосредоточился на тех чертах эволюции, которые отражают влияние наследственности, определяющей направленность эволюционного развития. На конкретных примерах он продемонстрировал большое значение в эволюционном процессе активного центра - основного звена развития, контролирующего пути филогенетических преобразований. Учение А.Н.Северцова об ароморфозах и идиоадаптациях, описывающее наиболее существенные черты эволюции, органично дополняется концепцией основного звена развития В.Е.Руженцева, устанавливающей направленность эволюционного процесса и неравнозначность звеньев организма в эволюционных преобразованиях.

Фундаментом этой концепции является биогенетический закон Мюллера-Геккеля, позволивший В.Е.Руженцеву подойти к выявлению такой глубоко специфической закономерности эволюционного процесса, какой является основное звено развития. Применение им онто-филогенетического метода при исследовании основного звена опиралось на классические монографии А.П.Карпинского, который первым среди российских ученых использовал этот метод в палеонтологии.

Именно исследование закономерностей эволюционного процесса на примере изучения филогенеза аммоноидей было характерно для В.Е.Руженцева. Опираясь как на свои исследования (Руженцев, 1946,

1947, 1949а, 1949б, 1960, 1962 и др.), так и на новейшие достижения в области эволюционной биологии, он приходит к идее основного звена развития. В.Е.Руженцев вносит в теорию ароморфозов А.Н.Северцова свое понимание проблемы. Для него характерно осознание филогенетического развития как взаимодействия совокупности признаков. Он полагал, что всякий организм есть сложное сочетание стадий, многообразно связанных с прошлым. Поэтому только исторический метод, использующий все стадии развития в их движении, учитывающий порядок рекапитуляции, онтогенетическое ускорение и так называемые гетерохронии и гетеротопии, дает верную основу для построения системы организмов. В.Е.Руженцев особо акцентирует внимание на значении внутренних факторов развития, которым обычно не уделяется достаточного внимания. Он пишет: "Значение внешних факторов в появлении новых наследственных качеств не может вызывать никаких сомнений. Однако вместе с тем нельзя отрицать значение и внутренних факторов, потому что организм не представляет собой бесструктурную массу, из которой внешние условия могут формировать что угодно и как угодно" (Руженцев, 1960, с.97). И далее он отмечает: "Физико-химические свойства организма и основанная на них исторически сложившаяся его структура и физиология не могут не ограничивать возможности наследственных изменений, не создав некоторой направленности процесса в определенных условиях среды. И чем дальше заходит процесс специализации, тем сильнее будет выражена эта направленность" (там же, с. 98).

Глубокое проникновение в особенности эволюционного преобразования структуры организма на основе детального исследования филогенеза аммоноидей привело В.Е.Руженцева к выводу о существовании направленности развития, зависящей не только и даже не столько от внешних факторов, сколько от внутренних, специфических особенностей организма. Он отмечает, что "исторически возникшие направления изменчивости закреплялись в структуре организма все сильнее благодаря, во-первых, появлению новых все более сложных поздних стадий и, во-вторых, ускорению развития, т.е. сдвиганию в онтогенезе старых стадий. Специализация, ограничивающая возможные пути эволюционного процесса, за-

хватывала постепенно не только взрослый организм, но и ранние стадии индивидуального развития" (там же, с.99). Все это, по его мнению, создает определенную направленность эволюции, зависящую не только от влияния внешних факторов, но и от особенностей развития данной группы организмов.

Итак, В.Е.Руженцев приходит к идее основного звена развития, сформулированной им следующим образом: "В эволюции органических групп существуют определенные направления, но эта направленность не ортогенетическая, не телеологическая, а исторически возникшая, временная, неотделимая от дивергенции, материально обусловленная внешними и внутренними факторами развития. На основе взаимодействия этих факторов определялось наиболее целесообразное в данных условиях направление развития, основное звено развития, т.е. преобладающая на данном этапе форма качественно новых физиологических и соответствующих им морфологических изменений" (там же, с.99).

Центральное место в концепции основного звена развития занимает положение об эволюционной неравноценности признаков в организме, идущее от Кювье и Ламарка. Неравноценность признаков, по мнению Руженцева, тесно связана с их морфологической значимостью, которая определяет их ведущую роль в системе эволюционного преобразования организма. Однако существенность или несущественность признаков, по Руженцеву, определяется в движении, потому что эволюционное их значение познается только в результате исторического анализа филогенезов.

Придерживаясь неравноценности признаков, В.Е.Руженцев вместе с тем полагал, что между важными и второстепенными признаками отсутствует резкая граница. Он пишет, что вывод Д.Н.Соболева (1914, 1924) о филогенетической неравноценности признаков мог бы показаться правильным, если бы не та вечная грань, которая проводится автором между признаками этих двух категорий. По Соболеву, устойчивые признаки свидетельствуют о родственных отношениях, тогда как изменчивые указывают лишь на стадии филогенетического развития, одинаковые в различных группах. В.Е.Руженцев (1960, с.71) замечает, что только непонимание единства формы и содержания могло привести к таким представлениям. Между организационными и приспособительными признаками нет непроходимой грани, а

есть тесная взаимосвязь и переходы. Приспособительные особенности в ходе эволюции становятся глубоко организационными, а последние в свою очередь не свободны от влияния адаптаций (Руженцев, 1960, с. 73).

В.Е.Руженцев пишет, что важно без ошибок распознать признаки, существенные на данном этапе развития, при этом успех работы зависит от правильного понимания основного звена движения, т.е. от умения выделить среди многообразия особенностей именно ту, основную, которая больше всего отражает нарастающее приспособление организма к условиям жизни, закономерно изменяясь во времени (Руженцев, 1960, с.74). Он обращает внимание на важность определения момента становления, когда в начале филогенеза группы основное звено развития в цепи признаков может не совпадать с наиболее ярко выраженной особенностью. В.Е.Руженцев подчеркивает, что важно определить узловую точку, где в недрах старой организации под влиянием изменяющихся условий существования впервые возникают зачатки той организации, которая затем выльется в новую временную закономерность.

Таким образом, в особенностях основного звена развития выделяются неравноценность эволюционного значения признаков и направленность развития, обусловленная в значительной мере внутренними причинами. Эти черты основного звена выражаются через эволюционное движение. Направленность развития проявляется не только в определенной "инерционности" процесса, но и в закономерном прохождении стадий становления, развития и исчезновения основного звена как признака. Сама неравноценность признаков, лежащая в фундаменте основного звена, понимается В.Е.Руженцевым строго в рамках определенного временного интервала. Таким образом, В.Е.Руженцев по существу подошел к пониманию основного звена развития как структуры эволюционного процесса.

Теоретические исследования В.Е.Руженцева опирались на результаты изучения обширной коллекции палеозойских аммоноидей, позволившей детально проследить филогенез этой группы на протяжении многих десятков миллионов лет. Центральную роль при восстановлении истории развития аммоноидей В.Е.Руженцев отводил особенностям эволюции лопастных линий. Действенность этой методики была блестяще продемон-

стрирована А.П.Карпинским (1890) на материале пермских аммоноидей. Большая заслуга А.П.Карпинского перед биологией и палеонтологией заключается в том, что он впервые в России применил онто-филогенетический метод при изучении крупной ископаемой группы, обладающей для этого исключительными особенностями. Стержнем онто-филогенетических исследований А.П.Карпинского было изучение онтогенетических и филогенетических изгибов лопастной линии аммоноидей. Благодаря своим эволюционным особенностям лопастная линия является совершенно уникальным признаком, не имеющим аналогов в органическом мире. В процессе филогенеза лопастные линии аммоноидей испытывали закономерные, направленные усложнения, которые находили отражение в стадиях онтогенеза. Очень важно то, что очертания лопастных линий и способы их усложнения были весьма характерны для родственных групп. Это является несомненным свидетельством жесткого наследственного закрепления рассматриваемого признака. Описанные особенности лопастной линии предоставляли в распоряжение исследователей огромный материал для достоверного и детального восстановления филогенезов и изучения эволюционного процесса.

Тонкие исследования аммоноидей, осуществленные на высоком уровне и с привлечением больших коллекций, собранных с детальной стратиграфической привязкой, позволили В.Е.Руженцеву выявить глубокие закономерности эволюционного процесса. Основные результаты теоретических исследований отражены в его фундаментальной монографии "Принципы систематики, система и филогения палеозойских аммоноидей", которая до сих пор не утратила своего значения.

Главенствующее место лопастной линии в исследованиях аммоноидей связано с ее удивительными особенностями. Возможности эволюционных преобразований формы лопастных линий были огромны. Однако тип онтогенеза стойко сохранялся в филогенетически связанных группах. Однажды возникший тип усложнения лопастной линии развивался различными вариантами до кульминационного состояния, превращаясь в глубокий организационный признак. В.Е.Руженцев постоянно подчеркивал внутренний характер лопастной линии как приспособления, не подверженного прямому внешнему воздействию.

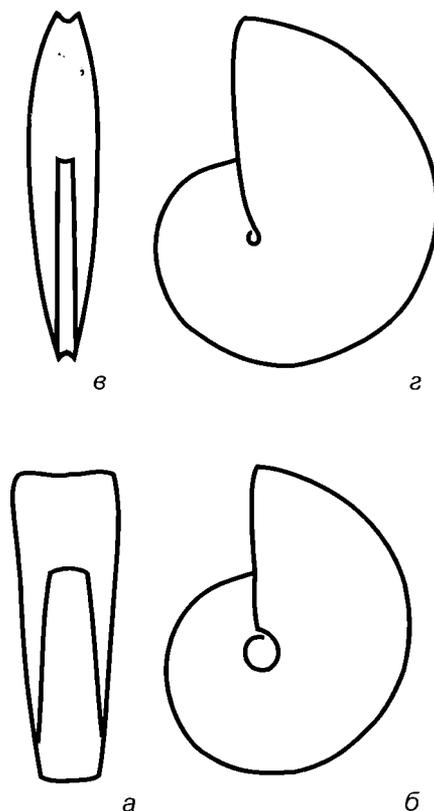


Рис.1. Морфологический ряд, составленный из представителей подотряда *Medlicottiina*: а, б - *Uralopronorites mirus* Librovitch, серпуховский ярус; в, г - *Medlicottia orbignyana* (Verneuil), артинский ярус.

Важное значение лопастной линии в филогенезе аммоноидей признавалось и признается большинством специалистов. Однако функциональное значение лопастной линии в системе организма и сам характер воздействия на эволюцию аммоноидей продолжают оставаться остродискуссионными. На конкретных примерах В.Е.Руженцев убедительно показал основные черты механизма эволюционного взаимодействия раковины, перегородки и лопастной линии.

Чтобы лучше понять смысл, который В.Е.Руженцев вкладывал в идею основного звена развития, следует обратиться к тем конкретным примерам, которыми он иллюстрирует ее сущность. Так, усложнение первой умбональной лопасти семейства *Medlicottiidae* создало возможность коренного преобразования всей структуры раковины. Широкая вентральная сторона раковины предков превратилась в очень узкую, снабженную двумя киями, хорошо приспособленную к активному плаванию (рис.1). Внешняя ветвь первой умбональной лопасти превратилась в

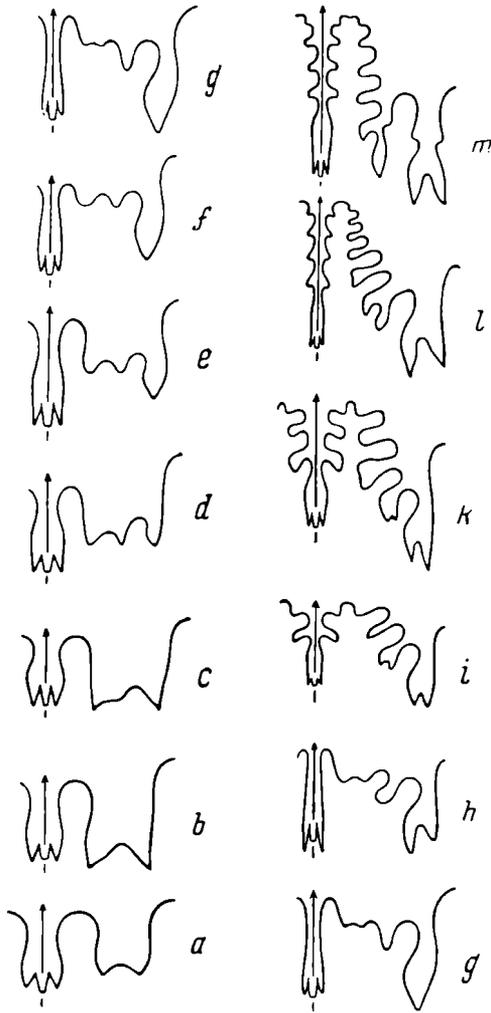


Рис. 2. Морфологический ряд, составленный из некоторых представителей семейств Pronoritidae (a-c) и Medicottiidae (d-m) (по Руженцеву, 1953); а - *Pronorites cyclolobus* (Phill.); визе; б - *Megapronorites sakmarensis* Ruzh.; намюр; в - *Uralopronorites mirus* Libr.; намюр; д - *Proudtenites primus* Miller; жигулевский век; е - *Uddenites sakmarensis* Ruzh.; жигулевский век; ф - *U.convexus* Ruzh.; жигулевский век; г - *Uddenoceras orenburgense* (Ruzh.); оренбургский век; h - *Propinacoceras aktubense* Ruzh.; артинский век; и - *Akmilleria huecoensis* (M. et F.); сакмарский век; k - *Artinskia nalivkini* Ruzh.; сакмарский век; l - *Medlicottia intermedia* Ruzh.; артинский век; m - *Eumedlicottia burckhardti* (Böse); казанский век.

сложную систему добавочных лопастей, необходимых для укрепления раковины (рис.2).

Эти эволюционные преобразования периферической части, включая перегородку с лопастными линиями, В.Е.Руженцев считал основным звеном развития медликоттиид. На завершающем этапе развития семейства этот путь эволюции превратился в своеобразный морфологический тупик. У последних предста-

вителей семейства произошло такое сближение килей, что дальнейшее движение в этом направлении стало невозможным.

Возникшее чисто внутреннее противоречие было разрешено во вновь возникшем семействе Sagesceratidae, произошедшем от медликоттиид. У представителей нового семейства раковина развивалась в прежнем направлении. В.Е.Руженцев отмечает, что вентральная сторона стала такой узкой и кили столь сближенными, что система добавочных лопастей потеряла всякий смысл. Путем очень раннего онтогенетического преобразования первичная умбональная лопасть утратила добавочные осложнения. Детальные онтогенетические наблюдения В.Е.Руженцева показали, что у сагецератид умбональная лопасть приобретает в основании зубец. Задача укрепления периферической части раковины была решена путем разделения вентральной лопасти и образования ряда лопастей из вершины вентрального седла (рис.3). Так возникло новое основное звено сагецератид, которые вытеснили медликоттиид, заняв их жизненное пространство. Вышеприведенные примеры ясно иллюстрируют мнение В.Е.Руженцева, считавшего, что направление и особенности развития лопастной линии жестко контролируют эволюцию формы раковины, давая ей свободно развиваться или наоборот затрудняя ее эволюционные преобразования.

Для В.Е. Руженцева характерно, что он рассматривал идею основного звена развития в рамках общенаучных, философских понятий. Основное звено понималось им как главный узел противоречий между новыми условиями существования и старой структурой. С наибольшей наглядностью он продемонстрировал это на примере филогенеза Equidae. Основное звено развития лошадиных, по Руженцеву, выражалось в противоречиях, возникших в процессе эволюционных преобразований между новыми условиями существования и старой структурой, которая сформировалась в органах передвижения и питания. Это было связано с необходимостью приспособления к новым условиям обитания, несовместимым со старой структурой. Она заключалась в необходимости приспособления к быстрому бегу и питанию жесткой растительностью. По мнению В.Е.Руженцева, конечности и зубы, поскольку речь идет о скелете, представляли основное звено развития в истории лошадиных.

Однако В.Е.Руженцев в определении основного звена не сосредотачивался детально на противоречиях эволюционного развития, которое он сформулировал в самых общих чертах. В.Е.Руженцев постоянно подчеркивал закономерную направленность развития, в которой существенную роль играют наследственные структуры. Уместно напомнить, что отстаивание направленности эволюционного процесса в связи с наследственностью в 40-60-х годах было смелым шагом. Направленность эволюции, согласно господствовавшим тогда в нашей официальной биологической науке представлениям, не укладывалась в рамки дарвиновской теории естественного отбора и поэтому автоматически попадала в круг реакционной капиталистической "лженауки" со всеми вытекающими отсюда последствиями для носителей этих концепций.

Выявление В.Е.Руженцевым главных свойств основного звена в развитии филогенетических групп открыло широкие возможности не только для детализации особенностей самого основного звена, но и создало условия для углубления в общие закономерности эволюционного процесса во всей совокупности его пространственно-временных отношений. Установление основного звена развития очень важно еще и потому, что в этом уже содержались элементы системного подхода, получившего столь широкое развитие в наше время. Использование системного метода предоставляет в распоряжение исследователя надежные точки опоры для построения корректной модели эволюционного процесса.

Значительной заслугой В.Е.Руженцева является надежное обоснование характера эволюционных взаимоотношений лопастной линии и раковины аммоноидей. И хотя до сих пор особенности взаимодействия раковины и линии по-прежнему остаются темой острых дискуссий, после работ В.Е. Руженцева у серьезных исследователей не возникает сомнений в отношении характера этих связей (Попов, 1987). В.Е.Руженцев убедительно показал, что основное назначение изгибов лопастной линии состоит в необходимости механического укрепления раковины.

Усложнение лопастной линии было направлено на поддержание механической прочности раковины в соответствии с ее эволюционными преобразованиями. Особенности развития различных филогенетических ветвей

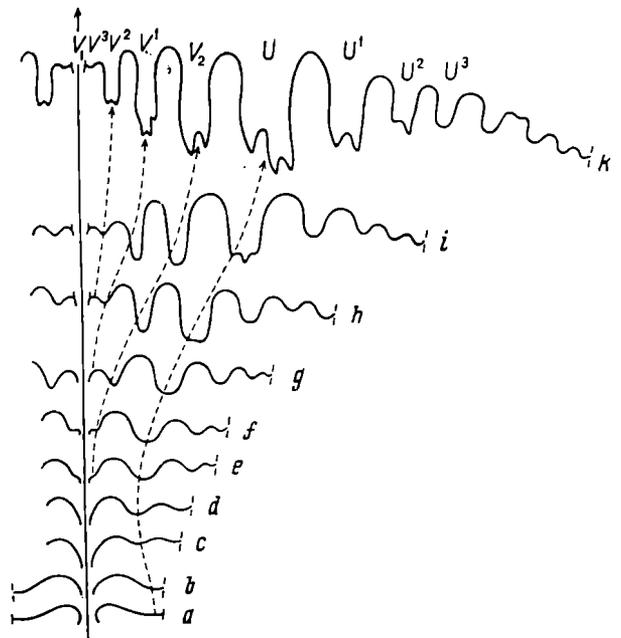


Рис. 3. Онтогенетическое развитие лопастной линии *Pseudosageceras multilobatum* Noetl. (по Руженцеву, 1960); а, b - вторая и третья перегородки; ранний триас.

определялись формой усложнения лопастной линии, ставшей глубоким наследственным признаком. В.Е.Руженцев наглядно показал механизм возникновения противоречий в основном звене развития, появляющихся на определенном этапе филогенеза группы.

Дальнейшее углубление в особенности основного звена развития, выражающееся в отношениях раковины и лопастной линии, позволяет показать эти отношения как взаимодействие ведущего и ограничивающего компонентов в рамках единой системы (Попов, 1973, 1987).

Эволюционное преобразование основного звена неизбежно затрагивает и другие приспособления организма, все части которого являются тонко согласованным целым. Необходимость точного взаимодействия всех звеньев организма приводит к тому, что эволюционные изменения одного звена неизбежно сопровождаются соответствующими преобразованиями всех других связанных с ним компонентов организма. Однако возможности изменчивости, ее размеры и формы для каждого компонента организма имеют определенные границы, обусловленные его наследственностью и функциональными обязанностями в системе организма. Отсюда чем больше у звена связей, тем труднее его эволюционное преобразование (Попов, 1987). Следовательно, эволю-

ция основного звена или точнее его ведущего компонента в значительной мере будет определяться (ограничиваться) способностью к согласованному преобразованию того элемента организма, который наиболее тесно связан с ведущим компонентом основного звена. Именно противоречивое эволюционное взаимодействие этих двух элементов организма, ведущего и ограничивающего, составляет главное содержание основного звена развития (Попов, 1973).

У аммоноидей в системе основного звена развития можно четко выделить важную эволюционную взаимосвязь: раковина – лопастная линия, в которой первая играла роль ведущего компонента, а вторая – ограничивающего компонента. Однако имеется более общая взаимосвязь: мягкое тело – раковина в целом. В этой связке раковина играла роль ограничивающего элемента. Любое эволюционное преобразование органа животного всегда начинается с количественных изменений, которые находят отражение в морфологических и пространственных преобразованиях. Изменение архитектуры организма особенно затруднено для животных, закованных в раковину, которая жестко контролирует пространство. Характер эволюционных преобразований раковины, имеющей вид свернутой трубки, в первую очередь отражается на ее поперечном сечении, которое жестко ограничивалось формой перегородок и особенно характером лопастных линий.

Скучные сведения о строении мягкого тела аммоноидей вынуждают нас предположительно назвать ведущим элементом основного звена аммоноидей воронку, которая была двигательным аппаратом. Исследование эволюции аммоноидей показывает, что именно с изменением вентральной части раковины связаны наиболее существенные события их филогенеза, т.е. с той зоной, которая прикрывала воронку. Как известно, развитие двигательного аппарата организма определяет общий уровень его развития. Всякое изменение двигательного аппарата неизбежно должно было отражаться на раковине, ее перегородках и на лопастных линиях, которые были конечным членом морфологической цепи. Поэтому лопастная линия и, в первую очередь, ее вентральная зона в силу своих генетических особенностей стала главным ограничивающим элементом основного звена развития аммоноидей.

Первичная функция усложнения лопастной линии, как показано выше, являлась способом поддержания механической прочности раковины в процессе эволюционного преобразования. В дальнейшем, в ходе филогенеза жесткое наследственное закрепление способов усложнения линии превратило этот вид филогенетических изменений в эволюционное приспособление для поддержания эволюционной пластичности формы раковины. Это было обусловлено тем, что наследственному закреплению подвергались не только сами способы усложнения, но и та зона лопастной линии, в которой происходили усложнения.

Указанное обстоятельство обеспечивало эволюционную пластичность прилегающей зоне раковины. Раковине легче изменить свою форму там, где происходят наиболее интенсивные преобразования лопастной линии. Сравнительный анализ филогенеза различных ветвей аммоноидей показывает, что для длительного поддержания пластичности раковины важны не только способы усложнения лопастной линии, но и зона раковины, с которой она контактирует. Наиболее важным участком раковины аммоноидей была вентральная зона. Остальные зоны лопастных линий отличались обычно значительной стабильностью.

Таким образом, жесткое наследственное закрепление способов усложнения лопастной линии и самой зоны, в которой оно осуществлялось, обусловило превращение этого усложнения в механизм, обеспечивающий эволюционную пластичность раковины.

Итак, особенности филогенеза аммоноидей дают возможность выявить существование особых эволюционных приспособлений, механизм которых функционирует в рамках собственно эволюционного процесса и непосредственно не связан с совершенствованием признаков, обеспечивающих жизнеспособность организма – особи. Уникальные особенности лопастной линии дают возможность исследовать чисто внутренние, эволюционные противоречия, связанные со спецификой строения конкретного организма.

Различные варианты способов усложнения лопастной линии служили материалом для естественного отбора. Однако действие этого отбора протекает в существенно иных временных и пространственных границах, чем происходит отбор популяционно-видового уровня. Полемика для рассматриваемого филогенетического отбора служат приспособ-

собления, обеспечивающие жизнеспособность и длительность существования филогенетических ветвей. Сущность этого отбора заключается в селекции путей эволюции.

История развития аммоноидей наглядно демонстрирует, что разные способы усложнения лопастной линии неодинаково обеспечивают продолжительность существования и процветание филумов. Эта закономерность эволюционного процесса впервые была описана В.О.Ковалевским, который, наряду с адаптивным – прогрессивным направлением эволюции, выделил инадаптивный, тупиковый путь развития.

Исследование эволюционного процесса показывает, что для процветания группы весьма важны не только сами по себе прогрессивные преобразования, но и то, каким способом они достигаются. Отрицательные свойства механизма совершенствования проявляются не всегда сразу. Нередко тот или иной механизм основного звена на первых порах может принести существенные преимущества, которые в дальнейшем быстро исчезнут, когда возможности к совершенствованию в избранном направлении будут исчерпаны.

Приспособления, призванные обеспечивать собственно эволюционный процесс, являются важным, а может быть и одним из главных свидетельств, подтверждающих существование надвидовых образований как реальных явлений, обозначенных в систематике таксонами надвидового ранга.

Следует отметить, что выделение таких “филогенетических” приспособлений представляет большие трудности из-за полифункциональности компонентов организма. Обычно признаки организма имеют функциональные обязанности в структуре организма–особи и одновременно выполняют задачи, связанные с совершенствованием механизма эволюционного развития.

Проблемы полифункциональности признаков организма в описанном выше смысле следует рассматривать в рамках взаимосвязи и взаимопереходов структуры и процесса. Основное звено развития по своей сути является структурой эволюционного процесса. Поэтому основное звено не может быть отождествлено с каким-либо конкретным признаком организма–особи.

Аммоноидеи являются уникальным объектом для изучения взаимодействия эволюционных процессов самых разных

уровней. На примере их филогенеза четко выявляются микро– и макроэволюционные уровни эволюционного процесса. Совершенствование функций, связанных непосредственно с жизнедеятельностью организма (особи), принадлежит микроэволюционному уровню, а механизмы, осуществляющие совершенствование самого процесса эволюции, являются структурами макроэволюции. Основное звено развития составляет сердцевину потока макроэволюции.

Результаты исследования полифункциональности эволюционных преобразований лопастной линии аммоноидей открывают уникальные возможности для выявления существенной неоднородности эволюционного процесса. Изгибы лопастной линии, во-первых, обеспечивали механическую прочность раковины организма (особи), во-вторых, эволюционные усложнения изгибов лопастной линии обеспечивали сохранение механической прочности раковины в процессе эволюционного преобразования ее формы, что было связано с микроэволюцией и, наконец, в-третьих, жесткое наследственное закрепление способов усложнения лопастной линии превратило само это усложнение в механизм поддержания эволюционной пластичности формы раковины. Поток этих последних преобразований явился основой макроэволюционного развития аммоноидей. Разные способы усложнения лопастной линии обеспечивали неодинаковую жизнеспособность различных филогенетических ветвей аммоноидей.

Следует отметить, что именно полифункциональность лопастной линии послужила причиной противоречивой оценки специалистами ее роли в эволюции аммоноидей. Обычно исследователи аммоноидей склонны абсолютизировать одну из перечисленных функций лопастной линии, отвергая все остальные. Применение системного подхода открывает возможность исследовать особенности этих функций каждой в отдельности и одновременно в их взаимосвязях (Попов, 1987). Изучение следует проводить в рамках конкретного времени – пространства, характерного для каждой из этих биосистем, а также с учетом взаимодействия процесса и структуры.

Итак, эволюционное значение непрерывного усложнения лопастной линии не было связано только с необходимостью ме-

виду прежде всего отношение этих стратиграфов к понятию «тип» в стратиграфии.

В.Е.Руженцев был почти ровесником XX века – века впечатляющих достижений рационализма и детерминизма в науке. Но параллельно в науке появились понятие «вероятностная причинность» и новое междисциплинарное направление – синергетика, которая объяснила тщетность попыток выявить строгие законы для таких сложных систем, каковыми являются, например, биологические системы. Внедрение простых рецептов для понимания и объяснения сложных исторических процессов приводило иногда к нездоровым формам рационализма – узкопрагматическому подходу, основанному на легко доступной философии «здорового смысла» и на существенных дефектах в более сложном для понимания методологическом базисе. Явно выраженный негативный результат такого рода прагматики стал очевидным в социальной сфере именно из-за его трагических последствий. Однако в других более «безобидных» областях знания отрицательные последствия внедрения привлекательных и легко доступных пониманию идей остаются мало осознанными. В контексте данной статьи речь пойдет об идеях относительно новой и господствующей сейчас в стратиграфии парадигмы – хроностратиграфии.

ИДЕАЛЫ ХРОНОСТРАТИГРАФИЧЕСКОЙ ПАРАДИГМЫ: ОБЪЕКТИВНОСТЬ, АБСОЛЮТНОСТЬ, СТАБИЛЬНОСТЬ

Ни одного гордиевого узла нельзя разрубить окончательно, у них есть одно пренеприятное свойство – они всегда сами снова завязываются.

К.Юнг

Подзаголовок отражает те свойства, с которыми сторонники хроностратиграфии связывают надежды на построение шкал нового типа. Их создание ведется сейчас в рамках международных рабочих групп по разным интервалам общей шкалы.

Кратко истоки и идейный базис (теперь уже не новой) парадигмы выглядят следующим образом. Известно, что до появления хроностратиграфии наши представления о стратиграфических подразделениях (стратонах) постоянно менялись. Соответственно менялись их границы и объем, что было плохо по чисто практическим соображениям.

Новые идеи обещали разрубить эти «гордиевы узлы» непостоянства. Почему бы не отказаться от всегда субъективных и переменчивых представлений о стратонах и их иерархии? Давайте перенесем опору наших построений на очевидное и объективное – время как таковое, которое, безусловно, было и есть. Чтобы сделать такое независимое ни от чего время инструментом (шкалой-линейкой), достаточно зафиксировать его в виде точек (золотых гвоздей) в конкретном месте конкретного разреза. Смысл этой процедуры очевиден: отказ от субъективных границ, основанных на наших переменчивых гипотезах, в пользу вполне объективной и неизменной в принципе основы – конкретных точек в конкретных разрезах. Вот как эту философию выразили руководители Международной комиссии по стратиграфии: “The correctly selected GSSP gives an actual point in rock and in not an abstract concept...” (Cowie *et al.*, 1986, p.5).

Такая философия лишает смысла слово «классификация» применительно к стратиграфии и стратиграфической шкале. А раз исчезает классификация, то исчезают и ее объекты – стратоны, а значит ненужными становятся и их типы – стратотипы подразделений. Эти методологические изменения отразились во втором издании “Guidelines...”, в разделе, который так и называется “Boundary-stratotypes instead of Unit-stratotypes” (Remane *et al.*, 1997). В нем справедливо отмечается, что точка-граница (GSSP) не сравнима с голотипом в биологии, а соответствует скорее стандарту измерения в физике. Итак, новая парадигма превратила стратон в интервал времени между двумя стандартными точками.

Далеко не всем понятен тот «фокус», который был проделан в области методологии, касающейся понимания стратонов и их границ. Дело в том, что предварительная процедура по выбору точки-границы (конкурс стратотипов) сопровождается нормальной работой содержательного характера, связанной со сравнительной оценкой (ранжированием) эволюционных феноменов и выбором наиболее удобного из них для широких корреляций. Единственное, что настораживает уже на этой подготовительной стадии работы – стремление максимально возможно приблизить выбранную точку к принятому ранее варианту границы (некоторая склонность к консервации содержательности и к

условности). Однако наиболее принципиальное значение имеет следующий шаг – выбор конкретной точки в конкретном разрезе. Аргумент «мы всегда можем изменить положение ранее выбранной точки» вызывает законное недоверие именно потому, что сама фиксация точки в конкретном разрезе означает методологический переход от границы-концепции (гипотезы) к границе-моменту времени. Граница отрывается от события и привязывается к моменту времени; в этих условиях логической основой для перемещения точки и замены соответствующего ей разреза может служить только обнаружение перерыва (обрыв времени) в избранных ранее точке и разрезе. Парадоксально, что скрытые перерывы доказываются теми методами корреляции (любыми), которые в хроностратиграфии по определению не дают изохронных границ.

Первоначальный сдвиг в мышлении стратиграфов в сторону новой парадигмы имел в своей основе узкий прагматизм, сиюминутное стремление сделать «последний шаг» и зафиксировать, наконец, неустойчивые границы стратонов и их объемы. Из чисто практических соображений, безусловно, вполне оправдана и разумна договоренность по фиксации границ на основе какой-либо концепции (гипотезы). В этом случае граница сохраняла бы свое положение до тех пор, пока сохраняла свою привлекательность соответствующая концепция. Более того, определенный консерватизм в отношении конкретных границ вполне уместен и менять положение границы, по справедливому высказыванию А.И.Жамойды (1997, с.106), «...следует ... только тогда, когда уже нельзя не менять». Такой подход вполне вписывается в нормальный научный процесс.

Новый (хроностратиграфический) подход к конструированию стратиграфической шкалы начался с того момента, когда появилась идея опираться на один конкретный разрез как на содержательный эталон стратона. Идея простая и многообещающая: вот он, конкретный разрез (а не теоретическая абстракция), с помощью которого мы сможем прийти к единому и объективному пониманию соответствующего стратона. Неудивительно, что такое понимание стратотипа быстро покорило сознание стратиграфов, и к нему уже в 60-е годы склонилось «абсолютное большинство стратиграфов» (Жамойда и др., 1969, с.46).

Вот почему следует отдать должное отчаянным попыткам О.Шиндевольфа и В.Е.Ру-

женцева противостоять этому массовому безумию в стратиграфическом сообществе. Важно понять, что именно с того момента, когда образ стратона совместили с конкретным разрезом, стало возможным внедрение хроностратиграфического подхода как выход из тупиковой ситуации. Действительно, возникла совершенно невозможная для рационалистов ситуация: слияние имени и смысла в конкретном физическом индивиде (типе) сильно напоминает религиозную философию имяславцев (имя Бога есть сам Бог). А ведь к этому ведет принятие стратотипа как физического эталона смысла стратона, т.е. тип (конкретный индивид) спаял воедино название и содержание. Но стратон в отличие от Бога не абсолютен, а напротив, как нам известно, весьма изменчив, как и любое научное понятие. Единственный выход из ситуации – каждый раз при изменении смысла (содержания) стратона оставлять в прошлом бывшие в употреблении названия. Таким образом, тип-эталон был призван остановить нестабильность только в понимании стратонов. Беда в том, что он породил нестабильность другого свойства – нестабильность названий.

В этой ситуации новое прагматическое мышление, основанное на представлении об одном-единственном времени и «чисто» временной шкале, оказалось как нельзя более кстати, поскольку оно предложило похожую, но совсем другую трактовку типа, т.е. обеспечило трансформацию «типа - эталона содержательности» в «тип - стандартный промежуток времени». Проблемы нестабильности навсегда исчезли.

О ПОНЯТИИ ВРЕМЕНИ В СТРАТИГРАФИИ

Время есть отличие предмета от самого себя. А пространство есть отличие предмета от другого предмета.
М.Мамардашвили

Время к вам поворачивается то той стороной, то этой; перед нами разворачивается материя времени.
И.Бродский

Методологическая сторона описанного выше процесса внедрения хроностратиграфии в умы стратиграфов остается неосознанной для большинства из них. Наиболее сложной и далекой от сколько-нибудь однозначного решения является проблема вре-

мени в геологии как часть проблемы времени вообще. Эта проблема – философская и, как таковая, относится к числу вечных проблем, составляющих одну из тайн человеческого бытия. Должен признаться, что я не готов дать хотя бы самую общую формулировку понятия времени и ограничусь некоторыми замечаниями о времени, которые могут быть поняты только в контексте.

У меня нет сомнения, что концепция хроностратиграфии основана на «чистом», ни от чего не зависящем времени, времени физическом и понятном в обыденном смысле (смена дня и ночи, смена времен года и т.д.). Показательно высказывание Х.Хедберга (Hedberg, 1961, p.509): «И есть только один вид времени. Я нетерпим к заявлениям, что органическая эволюция измеряется одним видом времени, а радиоактивная дезинтеграция другим. Мы можем говорить об относительном и абсолютном времени, но они относительны или абсолютны по отношению к одному и тому же виду времени». Такая позиция более ясна по сравнению с заявлением отечественных сторонников хроностратиграфии, которых, вероятно, смутили возражения по поводу устаревшего ньютоновского понимания времени: «... большинство стратиграфов сегодня сходятся в отрицании ньютоновского «абсолютного» времени» (Степанов, Месежников, 1979, с.61). Правильнее сказать, что большинство стратиграфов не очень-то задумывается над столь сложным понятием, а само следование хроностратиграфической методике конструирования стандартной шкалы свидетельствует скорее о том, что они неосознанно сходятся в поддержке ньютоновского понимания времени.

Хорошая сводка по проблеме времени в геологии представлена в последней книге (их несколько) К.В.Симакова (1996). Книга интересна прежде всего обилием проработанной литературы и многочисленными цитатами, но вызывает определенный скепсис как попытка приблизиться к окончательному решению проблемы. Наиболее удивительна в воззрениях автора наивная вера ввести в науку строгие и как бы окончательные определения содержательных терминов, без чего, якобы, никакая классификация ни в геологии, где нет жестких определений терминов (например, зона, ярус), ни в биологии, где тоже нет жестких определений (вид, род), принципиально невозмож-

на. Парадоксальность воззрений Симакова состоит в том, что он, с одной стороны, приложил титанические усилия и глубоко вник в проблему времени, а с другой - в своих взглядах обнаружил наиболее яркие особенности критикуемого им хроностратиграфического подхода в стратиграфии, а именно – стремление к определенному рода стандартизации в науке. Не случайно он, вслед за А.И.Жамойдой, считает возможным в одном разрезе (стратотипе) совместить номенклатурный тип со стратозталоном (эталонном содержательной характеристики стратона).

В отличие от Симакова я думаю, что взаимопонимание и создание классификаций возможны без строгих определений терминов и что более важным для взаимопонимания является контекст (Налимов, 1979). Хорошей иллюстрацией этого является термин «хроностратиграфия». Надеюсь, что предыдущий раздел статьи дает представление о том, как я понимаю слово «хроностратиграфия», хотя никакого жесткого определения этому понятию я не давал. Шиндевольф и Руженцев тоже использовали этот термин, но тогда он был для них, в первую очередь, синонимом биостратиграфии, и вместе с тем они критиковали «хроностратиграфию» как новую концепцию (другое понятие). Сейчас этот термин используется в разном смысле. В стратиграфических публикациях частного характера под хроностратиграфией обычно понимается корреляция региональных подразделений со стратонами общей шкалы. В любом случае мы всегда можем понять значение этого слова именно в контексте.

Итак, слова понимаются в контексте с другими словами, но это не значит, что авторский контекст всегда совпадает с его пониманием у читателя, особенно у читателя, придерживающегося «другой системы ценностей». Я, например, был изумлен толкованием моих представлений о типизации (Лазарев, 1997) в статьях двух рецензентов (Жамойда, 1997; Симаков, 1997). Но сейчас речь о другом – о неоднократно повторявшемся Руженцевым утверждением, что «геохронология является основой стратиграфии» (Руженцев, 1977, с.26). При этом он даже критиковал Шиндевольфа, что тот идет «от стратиграфии к геохронологии, а не наоборот» (Руженцев, 1977, с.23). Дело здесь в том, что Шиндевольф считал излишними две пары иерархической системы понятий –

стратиграфическую и геохронологическую. По существу, это правильно. Примечательно, что мы считаем недопустимым путать парные понятия «нижний и ранний» или «верхний и поздний», но почему-то вполне законным считаем употребление одного слова «средний» применительно как к породам, так и ко времени. Я не сомневаюсь в том, что по поводу первичности материальных следов (точнее - их последовательности) и вторичности (производности) от них времени у обоих исследователей не было расхождений. В самом деле, Руженцев в другом месте (1977, с.24) писал: «... геохронология делает свои выводы на основе палеонтологических фактов...». Единственное уточнение, которое следовало бы внести сейчас в этот текст, это то, что геохронология основывается не только на палеонтологических данных, а в принципе на любых материальных следах в земной коре.

Можно уверенно утверждать, что понимание геологического времени у Шиндевольфа и Руженцева было намного глубже, чем у теоретиков хроностратиграфии, поскольку оно неразрывно связывалось с его материальными носителями и не мыслилось вне их.

Противопоставление понятий «изохронная» и «диахронная» границы, укоренившееся в нашем сознании, по существу не имеет смысла в рамках более традиционной стратиграфии, где время основано только на следах событий. Если мы на начальном этапе изучения стратиграфии какого-либо региона видим и широко прослеживаем литологическую границу, у нас нет никакого априорного права говорить о ее диахронности. Изучая далее последовательность ископаемых, мы обнаруживаем то, что называется диахронностью литологической границы. На самом деле мы нашли более точную границу, основанную на более тонком инструменте корреляции. Можно сказать, что новая граница «более изохронна», т.е. точнее первой, литологической, но об изохронности вообще (абсолютной изохронности) говорить бессмысленно, ибо мы не договорились о том пределе точности, где кончается диахронность и начинается изохронность. Новая граница, основанная на ископаемых, изохронна только в том смысле, что на данный момент у нас нет более точного метода ее протягивания. В этом смысле, может быть, полезно понятие «презумпции изохронности» (Лазарев, 1997, с.94): «... если в каком-то районе

мы видим сходную последовательность (гомотаксальность) литологических подразделений, то соответствующие им литологические границы можно считать изохронными, если нет надежных свидетельств противного». То же самое относится и к другим, не только литологическим границам.

ТИП, СТРАТОТИП, АРХЕТИП, БИОХРОНОТИП

Реально или реальнее всего то, чего как раз нет, эмпирически нет.

М.Мамардашвили

Резко выраженное несогласие с общепринятым пониманием стратотипа в стратиграфии послужило основой для О.Шиндевольфа (1975, с.123) вообще отказаться от этого понятия и соответствующего ему термина: «... стратотипы не только излишний, но и вредный балласт...». Свою книгу Шиндевольф заканчивает словами: «Труднейшая из связанных со стратотипами (и вообще с хроностратиграфией) задач заключается, как мне кажется, в том, как бы поскорее от них избавиться» (там же, с.124). Он был совершенно прав, если иметь в виду то понимание стратотипа, которое сложилось уже к 50-м годам и которое, как отмечалось выше, очень помогло проникновению в стратиграфию хроностратиграфической парадигмы. К сожалению, его взгляды остались непонятыми. Его не поняли даже представители так называемой европейской школы, которые вначале выступали против хроностратиграфии как новой концепции. Грустно читать в предисловии к книге слова нашего замечательного стратиграфа В.В.Меннера (в соавторстве с Е.В.Шанцером), не согласившегося с основной идеей Шиндевольфа, касающейся стратотипов: «...стратотипические разрезы необходимы в качестве эталонов, обеспечивающих однозначное понимание...» (там же, с.8).

Единственное, что недооценил Шиндевольф (тогда эта проблема еще не приобрела остроты) – это проблема выбора конкурирующих названий стратонав. Дело в том, что представления о стратонах (вне рамок хроностратиграфии) не могут не меняться в процессе их изучения. Каждый раз изменение смысла (и объема) стратона ставит перед нами дилемму: либо оставлять в прошлом название (вместе с прошлым смыслом), ли-

бо сохранять название в рамках уже нового смысла, как это делается в биологической классификации (Лазарев, 1997). В последнем случае для сохранения названия необходим номенклатурный тип, но это уже совсем не тот тип, против которого так страстно выступал Шиндевольф. По Шиндевольфу (1975, с.121), «... в стратиграфии вопрос о фиксации и сохранении названий не играет никакой роли». Полвека назад проблема выбора конкурирующих названий в стратиграфии еще не приобрела своей остроты по сравнению с настоящим временем. Даже если считать, что до сих пор эта проблема остается не столь уж важной, неограниченное развитие стратиграфии (как и любой другой науки) приведет к тому, что мы просто «потонем» в именах (названиях стратонов), жестко связанных со смыслом стратонов. Имяславский подход - «имя стратона есть сам стратон» - должен быть раз и навсегда отвергнут. Шиндевольф не осознавал этой проблемы еще и потому, что он явно недооценивал сущностной роли иерархии в стратиграфической классификации. Для него было «...ясно, что ярус состоит из сумм зон и определяется и типизируется через их совокупность» (там же, с.121).

Идеи Шиндевольфа были восприняты и развиты Руженцевым (1975, 1977), который ввел термин «биохронотип». Что такое биохронотип? По существу, это – понятие архетипа (Мейен, 1978 и др.) применительно к объектам стратиграфической классификации, т.е. это набор обобщенных признаков, инвариантных к отдельным объектам (стратонам, представленным в конкретных разрезах). Для архетипа не нужен физический (субстратный) эталон, поскольку архетип – наш логический конструкт, идея, образ, гипотеза. Этот меняющийся по мере изучения образ стратона и есть биохронотип, по Руженцеву. Поскольку в архетип стратона могут входить не только биостратиграфические признаки, лучше было бы (по аналогии со стратотипом) использовать термин стратоархетип (Лазарев, 1997). В любом случае, важно то, что наши идеи, представления о сущности какого-либо объекта не нуждаются в конкретном субстратном носителе (эталоне). Именно это имели в виду Шиндевольф и Руженцев применительно к понятию стратотип. Психологическая трудность восприятия столь очевидной идеи состоит в том, что стратиграфы почему-то приравнивают отри-

цание стратотипа-эталона к отрицанию указания на конкретный разрез. Это совсем не так. Любая новая идея (либо модификация идеи), касающаяся понимания стратона, невозможна без указания одного или нескольких разрезов, которыми можно было бы подтвердить (верифицировать) идею, либо опровергнуть ее (фальсифицировать). Это значит, что конкретные разрезы (помимо того, что они - база данных) выполняют функцию экспериментов по проверке идей в стратиграфии. Это справочные или опорные разрезы. Без конкретных разрезов никакие стратиграфические идеи невозможны, но не может быть один разрез «типичнее» другого. Когда мы говорим: типичный экземпляр вида или типичный разрез стратона, это вовсе не значит, что этот экземпляр или разрез в состоянии выразить все содержание вида или стратона. Это только означает, что данный экземпляр или разрез не содержит таких признаков, которые дают повод усомниться в его принадлежности к данному виду или стратону. Тип стратона, его обобщенная характеристика (биохронотип, архетип), как справедливо считал Руженцев, формируются на основе изучения многих удаленных разрезов, а биохронотип общей шкалы является в идеале глобальным обобщением.

Руженцев, в отличие от многих своих современников, правильно понял функцию совсем другого типа – типа номенклатурного. Стратиграфы постоянно стремились совместить невозможную для одного разреза функцию – функцию содержательного эталона стратона с номенклатурной. Вводя понятие «биохронотип», Руженцев подчеркивал, что оно, с одной стороны, не имеет отношения к сложившемуся понятию стратотипа, а с другой – «между биохронотипом и голотипом или типовым видом нет никакой аналогии» (Руженцев, 1977, с.25). По существу это означало совершенную никчемность сложившегося понятия «стратотип»: он не может служить ни эталоном содержания, ни номенклатурным типом.

Обсуждаемые проблемы полезно пропустить сквозь призму известных методологических подходов к типу – типологическому (организмоцентристскому) и популяционному (композиционному). Первый из них преобладал до середины XX столетия. В его основе было представление, унаследованное еще от Платона, о неких изначально существующих и постоянных идеях, которые при во-

площени в реальные объекты могли давать сбои (отклонения от нормы). Тем самым тип (архетип) мыслился вполне реальным, а изменчивость - иллюзорной (ненормальное отклонение от нормы). Примерно в середине XX в. такое понимание типа было преодолено в биологии: изменчивость стала рассматриваться теперь как реальность, воплощенная в выборках, а тип (архетип), наоборот, стал рассматриваться как результат научного абстрагирования (синтез), образ, нечто среднее и инвариантное. К сожалению, в стратиграфии до сих пор сохраняется типологический (разрезоцентристский) стиль мышления. Поэтому у стратиграфов-разрезоцентристов нет проблемы совмещения типа-образа стратона с одним конкретным разрезом. Понятия «типичный» и «типовой» остаются в стратиграфии неразделенными, а стратотип остается не только типовым, но и типичным разрезом.

Стратиграфы-типологи не могут понять, что само словосочетание «стратотип границы» абсурдно, поскольку, во-первых, один объект (разрез) не в состоянии эталонизировать идею (если вообще можно говорить о моменте времени как идее), а во-вторых, потому что граница, не имея названия, не нуждается в номенклатурном типе. Никаких других типов (кроме архетипа и номенклатурного типа) в науке нет.

Стратиграфия должна отказаться от хроностратиграфической колеи и вернуться в нормальное русло науки, в котором каждый стратон – не стандарт, а субъективная и развивающаяся идея, объект стратиграфической классификации. Тогда идеи Шиндевольфа и Руженцева будут востребованы, и их ждет дальнейшее развитие.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ: СИНЕРГЕТИКА И ПУТИ РАЗВИТИЯ СТРАТИГРАФИИ

Физика свела бесконечное к бесконечному повторению одного и того же.

Время истории – это плазма, в которой плавают феномены, это как бы среда, в которой они могут быть поняты.

И.Пригожин

В середине XX века в истории стратиграфии произошло то, что можно по праву назвать значимым событием – появление хроностратиграфической концепции. Мы

знаем, однако, что пути истории далеко не всегда совпадают с основным магистральным направлением. Палеонтология показывает немало примеров неудачных морфо-функциональных поисков, которые приводили к эволюционным тупикам. Аналогом такого рода направления можно считать хроностратиграфию.

Трудность осознания хроностратиграфической парадигмы как тупикового направления связана прежде всего с трудностью понимания сути времени. Наиболее легко для постижения одномерное, однородное время, измеряемое движением – основа классической динамики и детерминистского миропонимания. Оно и было использовано хроностратиграфией. В физике оно было единственным примерно до 60-х годов. Немало «пролито чернил», чтобы заменить абсолютное ньютоново время в геологии на относительное время А.Эйнштейна. По-видимому, наиболее существенный момент, который внес Эйнштейн в миропонимание, это неразрывность (единство) трех основных категорий - времени, пространства и материи. В контексте данной статьи важно, что время у Эйнштейна не существует без материи. Но что касается самого времени и его измерения, то оно у Эйнштейна по-прежнему связывалось с физическим движением. Действительно, глобальная структура пространства-времени у Эйнштейна (светодинамика) основана на световых часах, измеряющих движение света в пространстве (Кузьмин, 1996). Наряду с такого рода временем еще со времен Аристотеля существовал зачаток другого понимания времени через «гибель и рождение» («метаболе»), которое «можно назвать системным, структурным» (Кузьмин, 1996, с.68). Это понятие времени долго оставалось в тени, несмотря на серьезные попытки его осмысления со стороны философов-интуитивистов. «Мы говорим «сейчас» и подразумеваем время. Но нигде на часах, показывающих нам время, мы не найдем времени, ни на циферблате, ни в часовом механизме. Равным образом мы не найдем времени на современных технических хронометрах. Напрашивается правило: чем техническое, т.е. точнее по результатам измерения и эффективнее хронометр, тем меньше повод задуматься кроме того еще и о собственном существе времени» (Хайдеггер, 1993, с.397). «Собственно время четырехмерно... Время не есть. Время имеет место... Поскольку протяжение само есть вмещение, в соб-

ственно времени уже таится имя места» (там же, с.400). «Времени нет без человека... Время не нечто сделанное человеком, человек не нечто сделанное временем... время имеет место; бытие имеет место» (там же, с.401). Такие «определения» – скорее намеки на суть времени; они более глубоки, но менее понятны по сравнению со временем в классической физике, основанном на механизме движения. Слова Хайдеггера о технических хронометрах напомнили мне выражение Шиндевольфа «фанатизм точности» применительно к временным интервалам и так называемым «изохронным поверхностям» в хроностратиграфии.

Подобные представления философов-интуитивистов никак не вязались с пониманием времени в физике до тех пор, пока сами физики не переосмыслили (переоткрыли, по И.Пригожину) понятие время. Новое, недавно появившееся понятие времени в физике было основано на открытии и изучении «диссипативных структур», возникающих в условиях нарушения термодинамического равновесия, роста энтропии и хаоса как основы появления необратимых процессов и нового порядка: «необратимость и возникновение энтропии могут быть определены как источник порядка» (Пригожин, 1989, с.9). Такие представления идут вразрез с рационалистской наукой, идеалом которой является строгий детерминизм. Новый уровень порядка возникает в условиях хаоса, он непредсказуем в своем проявлении, и это, очевидно, относится к любым историческим (необратимым) процессам.

Тем самым совсем недавно помимо физического времени в науке появились ясно сформулированные представления о внутреннем системном времени Пригожина; это последнее в отличие от физического времени есть активный координатор в развитии открытых диссипативных структур. Внутреннее время системы представляется как необратимая последовательность событий, основанных на динамике энтропии и разделенных энтропийными интервалами.

Именно такое «материализованное» время-бытие наилучшим образом соответствует описанию и координации процессов исторического характера, в частности, биологических и геологических процессов, о которых мы судим по материальным следам, оставленным в земной коре. Такое внутреннее время эволюционирующих систем по

существованию имел в виду Шиндевольф, называя тавтологией двойную (параллельную) систему стратиграфической и геохронологической шкалы, и Руженцев, который писал о примате геохронологии, основанной на остатках организмов, и о последовательности биохронотипов как основы стратиграфической шкалы. Для них обоих не было времени вне процесса эволюции той группы ископаемых, которыми они занимались.

Принципиально новая научная парадигма, основанная на изучении диссипативных процессов, позволяет более ясно осознать те проблемы биологии и стратиграфии, которые до сих пор считаются дискуссионными. Наука получила хороший инструмент познания, позволяющий мыслить «сверху вниз», хотя, разумеется, эта высокая теория имеет надежную экспериментальную основу. Вот некоторые из проблем, для решения которых представления о диссипативных процессах и системном времени могут иметь первостепенное значение.

В области биологии:

- Стало ясно, что в эволюции органического мира бесперспективно искать какие-то строгие законы, которые возможны только в циклических (неисторических) процессах и на которые надеялись такие большие ученые, как А.А.Любичев и С.В.Мейен.

- Соответственно для объектов исторических по природе не стоит пытаться создавать параметрические системы, кроме, возможно, низших организмов, история которых неясна, а «отношения типа сетки» более приемлемы (Заварзин, 1969). Для других организмов иерархическая форма системы лучше соответствует иерархии диссипативных систем, а соответственно – иерархии их внутренних времен.

- Большую ясность получила проблема становления в биологии: почему макроэволюция происходит преимущественно не по Дарвину, а например, по Шиндевольфу; именно в моменты диссипации и хаоса, когда давление отбора падает, возможно появление «монстров», некоторые из которых дают начало новым таксономическим группам (некогерентная эволюция, по В.А.Красилкову).

- Стало более понятно, почему не стоит придавать большой ранг очень необычным, но небольшим и быстро исчезнувшим группам, которые в изобилии появлялись в наиболее диссипационные интервалы времени (архаи-

ческое многообразие). Такие не совсем удачные эволюционные поиски новых энергетических состояний, о которых мы судим апостериорно, не стоило бы таксономически уравнивать с удачными эволюционными направлениями (большие, длительно существовавшие группы), как это, например, сделано в недавней публикации, предваряющей надотрядную классификацию брахиопод в новом издании "Treatise" (Williams *et al.*, 1996).

В области стратиграфии:

- Стала ясна необходимость основывать стратиграфические модели не на физическом времени (будь то время Ньютона или Эйнштейна), а на внутреннем времени изучаемых систем. Это значит, что надо отказаться от модели «шкала-линейка физического времени» и вернуться к модели «шкала-содержательная иерархия внутреннего времени историко-геологических процессов».

- Соответственно стратиграфическая шкала есть иерархически соподчиненные негэнтропийные интервалы систем разного масштаба, разделенные более узкими энтропийными интервалами, в пределах которых устанавливаются границы разного масштаба. Негэнтропийные интервалы в стратигра-

фии (этапы эволюции стратонев-систем) характеризуются набором инвариантных признаков – архетип стратона (у Руженцева – биохронотип стратона).

- Стало понятным непериодическое (неравномерное) поведение историко-геологических процессов и бесперспективность поисков равномерных циклов времени как основа для построения стратиграфических шкал: внутреннее время системы оказывается более выраженным в своем проявлении и сквозь него почти не просматриваются следы физического времени, основанного на разного рода космических циклах.

Сложность наиболее общих проблем стратиграфии обусловлена сложностью понятий «время» и «тип (архетип)» в иерархических классификациях, объекты которых – результаты (этапы) исторических процессов. В решении этих проблем О.Шиндевольф и В.Е.Руженцев оказались более правыми, нежели их оппоненты, которым удалось в последние десятилетия направить развитие стратиграфии по ошибочной методологической колее.

Статья написана при поддержке РФФИ, проект № 97-05-65864.

ЛИТЕРАТУРА

Жамойда А.И. Комментарии к статье С.С.Лазарева "Особенности типизации в стратиграфической классификации" // Стратиграфия. Геол. корреляция. 1997. Т. 5. № 2. С. 105-106.

Жамойда А.И., Ковалевский О.П., Моисеева А.И. Обзор зарубежных стратиграфических кодексов. М.: Наука, 1969. 103 с.

Заварзин Г.А. Несовместимость признаков и теория биологической системы // Журн. общей биол. 1969. Т.30. № 1. С.33-41.

Кузьмин М.В. Экстатическое время // Вопр. философии. 1996. № 2. С.67-79.

Лазарев С.С. Особенности типизации в стратиграфической классификации // Стратиграфия. Геол. корреляция. 1997. Т.5. № 2. С.91-104.

Мейен С.В. Основные аспекты типологии организмов // Журн. общ. биол. 1978. Т.39. № 4. С.495-508.

Налимов В.В. Вероятностная модель языка. М.: Наука, 1979. 303 с.

Пригожин И. Переоткрытие времени // Вопр. философии. 1989. № 8. С.3-19.

Руженцев В.Е. Аммоноидеи и хроностратиграфия карбона Восточной Сибири // Палеонтол. журн. 1975. № 2. С.28-45.

Руженцев В.Е. Биохронотип или стратотип? // Палеонтол. журн. 1977. № 2. С.23-34.

Симаков К.В. Очерк истории развития концепции реального геологического времени. Магадан: СВНЦ ДВО РАН, 1996. 317 с.

Симаков К.В. Стратоны и таксоны // Стратиграфия. Геол.корреляция. 1997. Т. 5. № 2. С. 107-112.

Степанов Д.Л., Месежников М.С. Общая стратиграфия. Л.: Недра, 1979. 423 с.

Хайдеггер М. Время и бытие. М.: Республика, 1993. 447 с.

Шиндевольф О. Стратиграфия и стратотип. М.: Мир, 1975. 136 с.

Cowie J.W., Ziegler W., Boucot A.J. et al. Guidelines and statutes of the International Commission on Stratigraphy (ICS) // Cour. Forsch.-Inst.Senckenberg. 1986. № 83. P.1-14.

Hedberg H.D. The stratigraphic panorama // Bull. Geol. Soc. Amer. 1961. V.72. P.499-518.

Remane J., Bassett M.G., Cowie J.W. et al. Guidelines for the establishment of global chronostratigraphic standards by the International Commission on Stratigraphy (IGS) // Permophyles. 1997. V. 26. P.25-30.

Williams A., Carlson S., Brunton H. et al. A supraordinal classification of the Brachiopoda // Phil. Trans. R. Soc. Lond. B. 1996. № 351. P.1171-1193.

EPIZOA ON EXTERNALLY SHELLED CEPHALOPODS

Richard Arnold Davis¹, Royal H. Mapes² and Susan M. Klofak³

¹ College of Mount St. Joseph, 5701 Delhi Road, Cincinnati, Ohio, 45233-1670, USA,

² Department of Geological Sciences, Ohio University, Athens, Ohio, 45701, USA,

³ Department of Invertebrates, American Museum of Natural History, Central Park West at 79th Street, New York, 10024-5192, USA

Эпизои на поверхности наружнораковинных цефалопод Р.А.Дэвис, Р.Х.Мейнс, С.М.Клофак

Об организмах, которые прикреплялись к раковинам цефалопод или сверлили их, известно давно. Это различные водоросли, грибы, фораминиферы, губки, беззамковые брахиоподы, мшанки, усонгие рачки, серпулиды, гастроподы и двустворки, а также организмы неясной принадлежности. Обычно подобные организмы называют эпибионтами или эпизоями. Предлагается сохранить название «эпизои» только за теми организмами, которые проводят свою жизнь на поверхности других живых организмов. Все организмы, которые живут на поверхности или внутри любого более или менее твердого объекта (живого, мертвого или неорганического), предлагается называть «эпиколями». Таким образом, эпизои - одна из разновидностей эпиколей. Определить, были ли эпиколи на раковинах цефалопод эпизоями, обычно трудно. Раковины цефалопод с прикрепленными к ним организмами встречаются довольно редко, что можно объяснить конструктивными особенностями этих раковин, наличием органического слоя (подобного periostracum некоторых наutilusов), мешающего обрастанию, механизмами химической защиты, поведенческими факторами (например, очищение раковины хозяином), факторами окружающей среды, контролирующими эпиколи, эволюцией организмов, которые обладали способностью становиться эпиколями в определенные периоды геологического времени, тафономическими разрушениями, а также неспособностью некоторых исследователей обнаруживать эпиколи и нежеланием сообщать о них. Описаны некоторые примеры эпиколей, в том числе и эпизой, на раковинах девонских и каменноугольных цефалопод. В настоящее время еще слишком мало данных для общего вывода о распространенности и эволюции процессов поселения организмов на раковинах цефалопод во времени и пространстве.

Abstract. For well over a century, organisms have been documented as attached to or bored into shells of externally shelled cephalopods. These organisms range in age from the Ordovician to the present and include algae, fungi, foraminiferans, poriferans, inarticulate brachiopods, bryozoans, lepadomorph cirriped crustaceans, serpulid worms, gastropods (including limpets), and pelecypods (including oysters), as well as entities of uncertain biologic affinities. Usage of the terms epizoa, epibiont, epifauna, and related words has been less than consistent. An «epizoon» is an animal that spends its life attached to or otherwise inhabiting the exterior of another living animal. The term «epicole» is proposed as the appropriate term to denote an organism that spends its life attached to or otherwise inhabiting the exterior of any more-or-less hard object, be it living, once living but now dead, or inorganic, and on the sea floor or not. It commonly is problematic as to whether epicoles present on cephalopod shells were epizoa (i.e., were present while the cephalopod was alive). Evidence for a living association includes the orientation of the putative epizoa and their location on the cephalopod conch, whether they were overgrown during the ontogeny of the cephalopod, and, sometimes, the known (or inferred) environmental needs and ways-of-life not only of the taxa of potential epizoa but also of the cephalopods. The possibility of organisms living a «necroplanktonic» existence on dead but still-floating ammonoid shells provides interesting but commonly unresolvable interpretive challenges. Organisms attached to cephalopod shells are generally uncommon. This paucity may be due to any of a number of the following: constructional features of the cephalopod conchs, the presence of an anti-fouling organic layer (like the thick periostracum of *Nautilus scrobiculatus*), chemical-defense mechanisms, behavioral factors (such as deliberate cleaning of the conch by the cephalopod), environmental factors controlling the epicoles, evolution of organisms with the potential to become epicoles at certain times in the geological record, taphonomic destruction, and, perhaps, a failure of some cephalopod workers to observe and report epicoles. Although this report does provide some new examples of epicoles on cephalopod shells, at present, there are too few data available to provide reliable overall conclusions as to distribution and evolution of epizoism on cephalopods through geologic time and ecologic space.

INTRODUCTION, TERMS, AND CONCEPTS

Now and then one encounters the shell of an ammonoid or nautiloid cephalopod that has the remains of some other kind of organism attached to it. The question immediately arises: Was the attached organism merely using a dead cephalopod-shell lying on the sea floor as a hard substrate, or did the attached organism spend its life riding around on a living cephalopod? There is, of course, even a third option. Perhaps the attached organism was an inhabitant on a cephalopod shell that was floating in the sea following the death of the cephalopod.

Numerous terms have been used to refer to animals attached to or living on other organisms and to the phenomena thereby represented. Moreover, terms and definitions have not been used consistently.

In this paper, we use the term «epizoon» (pronounced epi-zo-on) for an animal that lives attached to or otherwise inhabiting the exterior of another living animal. This is not quite the meaning utilized by Todd (1836-1839, v. II, p. 146), which is the earliest use of the word, according to the Oxford English Dictionary (Simpson and Weiner, 1992). Todd specifically indicated that epizoa (the plural of «epizoon») are parasitic; however, the word no longer is restricted to a parasite/host relationship (Gotto, 1969; Holland, 1971; Bates and Jackson, 1987; Lincoln and Boxshall, 1987). The «host» may serve a function other than that of being an edible commodity or otherwise a victim of parasitism. The epizoon may be a commensal, sharing the food of the host, but doing the host no significant harm. Or the host may provide the epizoon with a specific critical substrate or with other environmental conditions that are required by the epizoon. On the other hand, the epizoon and the host may share a non-obligatory relationship in which the host merely provides beneficial support, shelter, transportation, or some combination thereof, again, with no significant harm to the host. Thus, the relationship may be symbiotic or phoretic, mutualistic or antagonistic, obligatory or casual (Cheng, 1967; Gotto, 1969; Holland, 1971). (If a term is desired to denote an ectoparasite, per se, the term «ectozoon», with that meaning, was coined by Mayne [1860]. Note that the words «ectozoön» and «epizoön»

originally each had two dots over the second «o» of the pair -- to indicate that the «-on» is in a separate syllable from the «-zo-». [The word «zoölogy» is a comparable case.] This diacritical mark, technically called a *dićresis*, is only rarely used in present-day English, and will not be used here.)

Unfortunately, the terms «epibiont» and «epibiotic» also have been used by some workers to refer to an organism that lives attached to another organism, regardless of the ecologic/physiologic relationship of the epibiont and host (Lincoln and Boxshall, 1987; Fagerstrom, 1996). The original use of «epibiont» was less general than this; the original authors, Allee *et al.* (1949, p. 244), specified that epibionts «grow...on the shells or the skin of others without becoming noticeably parasitic and without contributing anything to the well-being of the animals on which they perch.»

A further complication is that the terms «epifauna» and «epifaunal» are used to refer to animals that live upon (rather than below) the surface of the sea floor (Bates and Jackson, 1987) and to animals that inhabit a water surface (Lincoln and Boxshall, 1987). Unfortunately, the same terms also are used to refer to animals that live attached to rocks, seaweed, pilings, or to other organisms in shallow water and along the shore (Bates and Jackson, 1987). Moreover, the term «epibiotic» has been used in reference to an organism living on the surface of bottom sediments, rocks, or shells (*ibid.*). In other words, usage of the terms «epibiont» and «epibiotic» overlaps that of «epifauna» and «epifaunal». (More specific terms like «epipelont» and «epipsammont» allude to the nature of the sea floor on which the animal lives [Schäfer, 1972].)

Thus, there does not seem to be a generally accepted term to denote an organism that spends its life attached to or otherwise inhabiting the exterior of any more-or-less hard object, be it living, once living but now dead, or inorganic, and on the sea floor or not (for example, suspended in the water-column).

For such an organism, we propose to use the term «epicole» (from the Greek «epi», which means «upon», and the Latin «colere», which means «to dwell»). Thus, an epicole might live on a rock on the sea floor, or on the exterior of an empty shell on the sea floor, or on the exterior of a shell still occupied by its

living maker, or on the exterior of an empty shell floating in the sea, and so on. Hence, an epizoon is an epicole, but only some epicoles are epizoa. The term «epicole» is especially useful in cases in which it is unclear that both the possible host and the possible epizoon were alive (Pl. 1, Figs. 1, 2; Pl. 2, Fig. 3). Of course, the very use of the term «host», unmodified, indicates that the «host» was alive at the time the epizoon was living on it.

«Epicole» is not a new word; however, it certainly is not a term in common use. There is no entry for «epicole» in the Oxford English Dictionary (Simpson and Weiner, 1992), even though it was used by Allee *et al.* (1949) in the same sentence as the original definition of «epibiont» as, at least, a partial synonym. It also was used by Lincoln and Boxshall (1987) as a virtual synonym of «epibiont».

EPICOLES: POST-MORTEM AND IN-LIFE

Epicoles on Mesozoic ammonoids have been known for almost one and a half centuries. The oldest report of which we are aware is that of Quenstedt (1858, *fide* Rakús and Zitt, 1993). Since then, many examples of epicoles on Mesozoic ammonoids have been described and illustrated. By contrast, epicoles (including epizoa) on Paleozoic ammonoids and, indeed, on other externally shelled cephalopods are much less well known.

A variety of taxa from the Paleozoic and Mesozoic have been identified as having grown on the shells of or within the shell-substance of externally shelled cephalopods. Here are a few examples (unless otherwise indicated, the «host» is an ammonoid).

Algae: Akpan *et al.* (1982).

Phylum Annelida: Fraaye and Jäger (1995), Holland (1971; nautiloid), Landman *et al.*, (1987; nautiloid); Lange (1932), Merkt (1966), Nicosia (1986), Rakús and Zitt (1993), Schindewolf (1934), Seilacher (1982; nautiloid), and Turek (1987; nautiloid).

Phylum Arthropoda, cirriped crustaceans: Donovan (1993, mentioned *en passant*), Drushchits and Zevina (1969), Hattin and Hirt (1991), and Rakús and Zitt (1993).

Auloporids: Thayer (1974; nautiloid).

Phylum Brachiopoda: Cope, R. N. (1959), Schindewolf (1934), Seilacher (1982), and Turek (1987; nautiloid).

Cornulitids: Holland (1971; nautiloid).

Phylum Echinodermata, class Crinoidea: Chlupáč and Turek (1983), Ganss (1937; nautiloid and endocerid), Holland (1971), Nicosia (1986), Prokop and Turek (1983, nautiloid), and Rakús and Zitt (1993).

Phylum Ectoprocta: Baird, *et al.* (1988, 1989; nautiloid), Cuffey (1990), Davis and Mapes (1996; nautiloid), Dunbar (1928), Frey (1988, 1989; nautiloid), James, U. P. (1884; nautiloid), Landman *et al.* (1987; nautiloid), Seilacher (1982; nautiloid), and Turek (1987; nautiloid).

Foraminifera: Rakús and Zitt (1993).

Fungi: Schindewolf (1962).

Phylum Mollusca, Class Gastropoda: Akpan *et al.* (1982), Kase *et al.* (1994, 1995, 1998), and Meischner (1968).

Mollusca, Pelecypoda: Bardhan, *et al.* (1993), Cope, J. C. W. (1968), Fraaye and Jäger (1995), Heptonstall (1970), Kaplan (1996), Kennedy (1971), Lewy (1972), Meischner (1968), Merkt (1966), Schindewolf (1934), Seilacher (1960), Tanabe (1991), and Westermann (1996).

Note that some of these citations refer to demonstrable epizoa, and some refer to probable post-mortem infestations; in some cases, however, it is not clear whether the «host» was alive at the time of attachment.

The goal of this report is to discuss epicoles and how to determine which of these are epizoa. In particular, epicoles on cephalopods from the Devonian of Morocco will be analyzed and illustrated, because their occurrence includes some of the oldest known epizoa and other epicoles on ammonoids that have been recorded.

Epicoles are a common occurrence on shells of present-day *Nautilus*, both living and dead (for example, Landman, 1983; Landman, *et al.*, 1987). Thus, there is a living model for epicoles on externally shelled cephalopods of the past (recognizing, of course, that *Nautilus* is not the only possible model on which to base an interpretation of fossil cephalopods).

There are several factors that can be used to determine whether a given organism on a cephalopod shell was an epizoon or merely was attached to a dead shell, be it necroplanktonic or on the sea-floor.

Post-mortem Epicoles

Some occurrences of epicoles on cephalopod shells are easy to recognize as post-mortem ones. For example, if organisms are attached to a structure that was internal during the life of the cephalopod, the attachment must have taken place after the death of the cephalopod (Pl. 1, Figs. 5-7; Boston *et al.*, 1987). Similarly, if the organisms are attached within the body-chamber, they almost certainly were post-mortem (Richards, 1974). Equally obvious as post-mortem attachments are those that lie on top of inorganic material deposited on a cephalopod shell (Pl. 1, Figs. 3 and 4; Pl. 2, Fig. 3). Likewise obvious are cases in which the attached organisms are affixed to internal molds (steinkerns) or to sediment that fills camerae (Pl. 2, Figs. 1, 2, and 4).

The distribution of epicoles on cephalopod shells can give important clues as to ecologic and taphonomic phenomena. Traditionally, it has been assumed that epicoles attached to only one side of a cephalopod conch (as opposed to being symmetrically distributed) is convincing evidence that the cephalopod shell had been lying dead on the sea-floor (Pl. 2, Fig. 5; Pl. 3, Figs. 1, 2, and 4). However, Donovan (1989) reported a present-day *Spirula* shell with lepadid barnacles attached on only one side. Because the shell of *Spirula* is internal, he concluded that the dead shell had been floating on its side and that the barnacles grew on the side immersed in water. Donovan went on to suggest that oysters on only one side of some Upper Jurassic ammonoids reported by Cope (1968) may have been growing on the lower side of shells floating horizontally in the sea.

However, if epicoles occur on both sides and, especially, on the venter of a cephalopod shell, the initial assumption would be that the cephalopod not only had been alive at the time of the attachment, but that it lived a pelagic existence — otherwise, there would be no epicoles on the venter (Pl. 3, Figs. 3 and 5). However, as pointed out by Maeda and Seilacher (1996), if a dead cephalopod-shell floated in the water in essentially a life-position, post-mortem epicoles could well have been symmetrically distributed on the conch. Moreover, the distributions of epizoa on cephalopods (in which, by definition, both attacher and attachee are alive) is not necessarily always symmetrical (see, for example, Merkt, 1966).

In the type-Cincinnatian (Upper Ordovician) rocks of the Cincinnati, Ohio, area, specimens of the orthoconic cephalopod *Treptoceras* (sometimes referred to *Orthonybyoceras*) not too uncommonly are found encrusted with bryozoan colonies generally referred to *Spatiopora* (Baird, *et al.*, 1988, 1989; Frey, 1988, 1989; Davis and Mapes, 1996). The monticules of the bryozoan colony are more-or-less uniformly distributed on the cephalopod shell, and the elongate monticules are aligned parallel to the adapical-adapertural axis of the cephalopod. One reasonable interpretation is that the bryozoan colony grew on the living orthocone as it swam through the water in a horizontal life-position - with the monticules elongated and aligned for streamlining. (Of course, given the fact that both the taxon of the cephalopod and that of the bryozoan long have been extinct and that the way-of-life of neither is thoroughly understood, other interpretations may be possible.)

Epizoa

If the life-orientation of an epicole is known with confidence, the interpretation that a given epicole was, in fact, an epizoon may be made with confidence, too. For example, if the orientation of individuals of a given kind of epicole can be seen to have changed with the coiling of a cephalopod-shell, then the conclusion seems inescapable that the attached organisms were affixed to the cephalopod shell during the life of the cephalopod. The orientation of each new cohort of attachers shifted in response to the re-orientation of the cephalopod shell as it underwent its ontogenetic coiling (Seilacher, 1960; Heptonstall, 1970).

Another conclusive proof that the cephalopod was alive when the epicole was attached is provided by the epizoon having been overgrown by subsequent growth of the cephalopod. We know of examples of overgrown serpulid worms and bryozoans in present-day *Nautilus*, and Landman *et al.* (1987) mention epizoa overgrown by the «black layer» of *Nautilus*. Serpulids overgrown by Lower Jurassic ammonoids of Germany were admirably analyzed by Lange (1932) and Schindewolf (1934). Dunbar (1928) described bryozoans overgrown by the succeeding whorl of a specimen of the ammonoid *Sphenodiscus* from the Upper Cretaceous Ripley Formation of Mississippi (USA). Landman *et al.* (1987)

discussed and figured overgrown epizoa in the Late Cretaceous nautilid *Eutrephoceras* of the Western Interior of North America. For the Paleozoic, plate 2, figures 5 and 6, plate 4, figure 4, and plate 5, figures 1-4 illustrate ammonoids from the Devonian of Morocco with some of the oldest known epizoa ontogenetically overgrown by cephalopods.

That a cephalopod was alive when an epicole was attached also is confirmed by the cephalopod exhibiting some sort of pathologic reaction. Merkt (1966) described specimens in which Early Jurassic ammonoids departed from planispiral coiling in response to asymmetrical distributions of oysters and serpulids. Less striking is an example of the Upper Carboniferous nautilid *Tainoceras* in which the plane of symmetry of the coiling appears to have been altered due to an attached bryozoan colony (Pl.4, Figs. 1-3). Keupp (1992), Keupp and Ilg (1992), and Hengsbach (1996) discussed other pathologic conditions, at least some of which may be attributable to epizoa. The case of an ammonoid shell supposedly having been pierced by a limpet pit and subsequently repaired by the ammonoid (Kase *et al.*, 1994, 1995; Maeda and Seilacher, 1996) has been disputed by Westermann and Hewitt (1995) and Westermann (1996). More recently, Kase *et al.* (1998) concluded that all the holes in the Upper Cretaceous ammonite *Placentoceras* hitherto interpreted as due to mosasaur bites (for example, Kauffman and Kesling, 1960) were, in fact, the result of activities by limpets. (We believe that the conclusion of Kase *et al.* [1998] is too all-encompassing; we are convinced that some of the hole-patterns were likely caused by reptilian predation.)

Occurrences of epizoa can be of great usefulness in the interpretation of the ecology and way-of-life of the cephalopod host. For example, epizoa have been used as tools in determining the in-life orientation of ammonoids (Seilacher, 1960; Kennedy and Cobban, 1976; Maeda and Seilacher, 1996).

If the ecological requirements of the epizoa are known, then that information can be used to interpret those of the ammonoids. For example, Kase *et al.* (1994) described grazing-pits of limpets on ammonoids. Given the fact that the algae on which the limpets would have been feeding were photosynthetic and would have needed sunlight to grow, Kase *et*

al. argued that the ammonoid hosts must have dwelt in shallow water. Maeda and Seilacher (1996, p. 548) also pointed out that limpets eat algae and, hence, the ammonoids at least would have had to have visited the euphotic zone (water depth of less than 20 m) often enough and for a long-enough duration so that the algae could have grown. However, Westermann and Hewitt (1995) and Westermann (1996) considered the examples described by Kase *et al.* (1994) to be post-mortem and rejected the interpretation of a shallow-water habitat for those particular ammonoids. Kase *et al.* (1994, 1995) argued that the limpets had been epizoa, rather than just on necroplanktonic shell, on the evidence of one limpetpit that they considered to have broken through into the body-chamber of the ammonoid and to have been healed by the ammonoid; this interpretation was questioned by Westermann and Hewitt (1995).

Exceptional loads of epizoa have been used to estimate the buoyancy of the host ammonoids during life (Merkt, 1966; Westermann, 1996).

On the basis of the distribution of oysters on a specimen of *Buchiceras bilobatum*, Seilacher (1960) reasoned that the ammonoid had dwelt up in the water-column, rather than having been benthonic. From the massive encrustation of the oysters on the cephalopod, he concluded that the ammonoid must not have been a rapid swimmer. The same author used brachiopods on the Jurassic ammonoid *Lytoceras* to conclude that it also had a pelagic way-of-life (Seilacher, 1982; Maeda and Seilacher, 1996).

Epizoa can provide clues in the area of cephalopod ontogeny, growth-rate, and longevity (for example, see Merkt [1966], Kennedy and Cobban [1976], Lehmann [1981], Maeda and Seilacher [1996], and Bucher, *et al.* [1996]). On the basis of evidence provided by epizoa, Schindewolf (1934) argued, that a host ammonoid had taken one and half to three years to construct its ultimate whorl. Because of the consistent orientation and the size of the oysters on a specimen of *Buchiceras bilobatum*, Seilacher (1960) reasoned that the ammonoid had been mature for one and a half to three years (i.e., that growth had ceased one and a half to three years before the demise of the animal).

The case of an ammonoid departing from «normal» planispiral coiling in response to a heavy, asymmetric infestation by epizoa (Merkt, 1966) is significant. The ammonoid apparently was able to maintain its orientation in the water by changing its coiling from strictly planispiral to bilaterally asymmetric. This shows that the ontogenetic development of the ammonoid was able to be altered by factors external to the ammonoid in a way much more dramatic than the routine repair of injuries evidenced by many externally shelled cephalopods.

In cases of bioimmuration, it is possible to obtain details of the surface of cephalopod shells not otherwise preserved (Kennedy, 1971). For example, Lewy (1972) reported on oysters on ammonoid conchs that subsequently had been dissolved.

EPIZOA IN GEOLOGIC TIME AND ECOLOGIC SPACE

On the basis of our observations of various large collections of cephalopods, we conclude that, in general, epizoa on Paleozoic cephalopods are rare. For example, Boston *et al.* (1988) recorded that, in a survey of more than 60,000 coiled cephalopods from more than 300 Upper Paleozoic localities, they found very few epicoles. More specifically, fewer than 2% of more than 6500 coiled cephalopods from four Carboniferous localities had epicoles. Based on the number of descriptions in the literature, however, it would appear that attached organisms on ammonoids are less uncommon in the Mesozoic - at least in certain stratigraphic units. Even in the Mesozoic, however, the record is spotty; for example, Mefford and Mapes (1990) deliberately looked for epicoles in a collection of more than 10,000 Lower Triassic ammonoids (of at least 28 genera and species) from Crittenden Springs, Nevada, but found none.

If, in fact, organisms attached to cephalopod shells are generally uncommon, the paucity may be due any of a number of factors. The survival of epizoa depends on two things happening:

1. There must be successful infestation of the host, for example, by larval attachment (Fagerstrom, 1996); and
2. The environment (or environments) in which the epizoa then find themselves

must be conducive at least to survival, if not reproduction.

Probably the most obvious of the latter would be access to adequate nutritive resources (Fagerstrom, 1996).

Perhaps the nature of the surface of the cephalopod conch was inhospitable to settling of larvae or growth of potential epizoa or both. Westermann (1996) suggested that *Haploceras*, from the Upper Jurassic of present-day Antarctica, was immune to epizoa because of its smooth surface. (On the other hand, Fagerstrom [1996] opined that smooth shells have more epicoles than do those with spines or frills, although that author was not referring specifically to cephalopods.) Individuals of several species of present-day *Nautilus* have smooth shells, but commonly have epicoles; this suggests that shell-smoothness is not a determinative factor in epicole avoidance in these animals.

Perhaps there was an anti-fouling organic layer, something like the thick periostracum on the present-day *Nautilus scrobiculatus*. Landman *et al.* (1987) indicated that the shaggy periostracum in this species appears to discourage epizoa, and Westermann (1996) alluded to the possibility of a special periostracum in the ammonoid *Haploceras* from the Upper Jurassic of Antarctica. Such a layer might have been genuinely allelopathic - with the cephalopod having produced chemical repellents (Fagerstrom, 1996) or biotoxins (Boston *et al.*, 1988). Alternatively, retardation of epizoa, whether larval or adult, might have been purely physical; for example, the periostracum might not have provided sufficient «hold» for attachment of epizoa. It is even possible that part of the periostracum might have peeled off the rest of the conch during life, carrying attached organisms away with it. (Obviously, this latter might have happened taphonomically, too.) To explain the lack of epizoa on Upper Cretaceous scaphitids of the Western Interior of North America, Landman *et al.* (1987) speculated that there may have been a mucus-like covering on the ammonoids.

The living cephalopods deliberately may have removed epizoa from their shells, a possibility suggested by Boston *et al.* (1988). Perhaps the would-be host even used epizoa as a food source (Fagerstrom, 1996, although not specifically in reference to cephalopods). Boston

et al. (1988) also speculated on the possibility of cleaning of cephalopod conchs by other organisms, obviously on the model of «cleaner-shrimps», «cleaning-stations» of various fish, and the like on present-day tropical reefs.

The way-of-life of the potential host versus the environmental needs of the potential epizoa may have been a controlling factor. A given kind of cephalopod may have lived in environments untenable for epizoa, or, being mobile, the cephalopod may have moved into and out of environments inhospitable to would-be epizoa. A potentially analogous example might be provided by some present-day sharks that move up estuaries into water fresh enough to dislodge parasites. As Landman *et al.* (1987) pointed out, the geographic range of species of epizoa as determined from live-caught specimens of *Nautilus* differs from that found by reference to drifted dead-shells.

It is even possible that collector-bias may be involved. On the basis of our personal observations of collections of Paleozoic cephalopods described in the literature as compared with actual specimens from the same localities, it would appear that considerable effort on the part of the cephalopod workers is made in order to remove epicoles in order to expose and document features of the underlying cephalopod, and mention of this «cleaning» seldom is made. (Of course, it only is fair to point out that the shell-material of Paleozoic cephalopods commonly is not preserved or is lost in separating the specimens from the matrix.)

Again, on the basis of our observations of various large collections of cephalopods, it is our impression that, in general,

epizoa on Paleozoic ammonoids are less common than on co-occurring nautiloids. A similar observation has been reported by Landman *et al.* (1987) for the Upper Cretaceous of the Western Interior of North America, in which the nautilid *Eutrephoceras dekeyi* is commonly encrusted during early ontogeny, whereas co-occurring scaphitid ammonoids are not. That this may not be the universal condition, however, is indicated by the report that, in the Jurassic Posidonia Shales of Holzmaden, the ammonoids are much more heavily encrusted than are the nautiloids in the same unit (Seilacher, 1982; Landman *et al.*, 1987). The latter authors also presented some evidence that epizoa on present-day *Nautilus* may be species-specific. All of these may be due to one or more morphologic, structural, biochemical, behavioral, or ecologic differences between the different cephalopod taxa.

As intriguing as the above possibilities are, it is our opinion that not enough data have been accumulated to permit viable overall conclusions to be drawn as to the distribution (and, hence, the evolution) of epizoism on ammonoids and other cephalopods through the Phanerozoic. This unfortunate situation can be remedied only through further work.

ACKNOWLEDGMENTS:

We are grateful to R. Thomas Becker, Humboldt Museum, Berlin, for identifications of some of the Devonian ammonoids figured in this study. Ohio University provided funding for part of this research through a Baker Grant.

REFERENCES

- Akpan, Etie Ben, Farrow, George E. and Morris, Noel. 1982. Limpet grazing on Cretaceous algal-bored ammonites, *Palaeontology* 25 (2): 361--367.
- Allee, W.C., Emerson, Alfred E., Park, Orlando, Park, Thomas and Schmidt, Karl P. 1949. *Principles of animal ecology*. Philadelphia: W. B. Saunders, xii + 837 pp.
- Baird, Gordon C., Brett, Carlton E. and Frey, Robert C. 1988. Commensal «hitchhiking» epizoans on orthoconic cephalopods: review of the evidence and its implications (abstract), *Geological Society of America Abstracts with Programs* 20 (7): A341.
- Baird, Gordon C., Brett, Carlton E. and Frey, Robert C. 1989. «Hitchhiking» epizoans on orthoconic cephalopods: preliminary review of the evidence and its implications, *Senckenbergiana lethaea* 69 (5/6): 439--465.
- Bates, Robert L. and Jackson, Julia A. (eds.). 1987. *Glossary of Geology*. Alexandria, Virginia: American Geological Institute, x + 788 pp.
- Boston, William B., McComas, Gregory A., Mapes, Royal H. and McGhee, George R. 1988. The fossil occurrence of epizoans on living coiled cephalopods in the upper Paleozoic (Carboniferous) (abstract), *Geological Society of America Abstracts with Programs* 20 (1): 9.
- Boston, William B., Sims, Michael and Mapes, Royal H. 1987. Predation on cephalopods from the

- Finis Shale (Pennsylvanian-Virgilian) of Texas (abstract), Geological Society of America Abstracts with Programs 19 (1): 6.
- Bucher, Hugo, Landman, Neil H., Klofak, Susan M. and Guex, Jean. 1996. Mode and Rate of Growth in Ammonoids. p. 407-461, in: Neil H. Landman, Kazushige Tanabe, and Richard Arnold Davis (eds.). *Ammonoid paleobiology*. New York: Plenum Press.
- Cheng, Thomas C. 1967. Marine molluscs as hosts for symbioses. With a review of known parasites of commercially important species. London: Academic Press. *Advances in Marine Biology* No. 5 (ed. F. S. Russell). xiii + 424 pp.
- Chlupáč, Ivo, and Vojtěch Turek. 1983. Devonian goniatites from the Barrandian area, Czechoslovakia. Vydal Ústřední ústav geologický v Akademii, nakladatelství Československé akademie věd, Praha 46:1-159.
- Cope, John C. W. 1968. Epizoic oysters on Kimmeridgian ammonites, *Palaeontology* 11 (1): 19--20, pl. 2.
- Cope, R. N. 1959. The Silurian rocks of the Devilsbit Mountain, County Tipperary, *Proceedings of the Royal Irish Academy* 60B: 217--242.
- Cuffey, Roger J. 1990. Cretaceous bryozoans on Baculite Mesa, Colorado (abstract), Geological Society of America Abstracts with Programs 22 (6): 7.
- Davis, Richard Arnold and Mapes, Royal H. 1996. Phylum Mollusca, Class Cephalopoda, pp. 166-195, in: Rodney M. Feldmann and Merrienne Hackathorn (eds.). *Fossils of Ohio*, Ohio Division of Geological Survey, Bulletin 70.
- Donovan, Stephen K. 1989. Taphonomic significance of the encrustation of the dead shell of Recent *Spirula spirula* (Linné) (Cephalopoda: Coleoidea) by *Lepas anatifera* Linné (Cirripedia: Thoracia), *Journal of Paleontology* 63 (5): 698--702.
- Donovan, Stephen K. 1993. The ecology of ancient barnacles, *Rocks & Minerals* 68 (2): 115--119.
- Drushchits, V.V. and Zevina, G.B. 1969. New Lower Cretaceous cirripeds from the northern Caucasus, *Paleontologicheskii Zhurnal* 1969 (2): 73--85 (translation: *Paleontological Journal* 3 (2): 214--224).
- Dunbar, Carl O. 1928. On an ammonite shell investing commensal bryozoa, *American Journal of Science* 16: 164--165.
- Fagerstrom, J.A. 1996. Paleozoic brachiopod symbioses: Testing the limits of modern analogues in paleoecology, *Bulletin of the Geological Society of America* 108 (11): 1393--1403.
- Fraaye, R. and Jäger, M. 1995. Decapods in ammonite shells: Examples of inquilinism from the Jurassic of England and Germany, *Palaeontology* 38 (1): 63--75.
- Frey, Robert C. 1988. Paleoecology of *Treptoceras duseri* (Michelinoceratida, Proteoceratidae) from Late Ordovician of southwestern Ohio, New Mexico Bureau of Mines & Mineral Resources Memoir 44: 79--101.
- Frey, Robert C. 1989. Paleoecology of a well-preserved nautiloid assemblage from a Late Ordovician shale unit, southwestern Ohio, *Journal of Paleontology* 63 (5): 604--620.
- Ganss, O. 1937. Haftscheiben von Krinoiden und Cystoiden an ordovizischen Orthocerer-geschieben, *Z. Geschiefbeforschung und Flach-landsgeologie, Frankfort/Oder* 13 (1): 16--27.
- Gotto, R.V. 1969. *Marine Animals, Partnerships and Other Associations*. New York: American Elsevier. 96 pp.
- Hattin, Donald E. and Hirt, David S. 1991. Paleocology of Scalpellomorph Cirripeds in the Fairport Member, Carlile Shale (Middle Turonian), of Central Kansas, *Palaios* 6 (6): 553--563.
- Hengsbach, Rainer. 1996. Ammonoid Pathology. p.581-605, in: Neil H. Landman, Kazushige Tanabe, and Richard Arnold Davis (eds.). *Ammonoid paleobiology*. New York: Plenum Press.
- Heptonstall, William B. 1970. Buoyancy control in ammonoids, *Lethaia* 3 (4): 317--328.
- Holland, C.H. 1971. Some conspicuous participants in Palaeozoic symbiosis, *The Scientific Proceedings of the Royal Dublin Society* 4 (2): 15--26, pl. 2.
- James, U.P. 1884. Description of three species of fossils, *Journal of the Cincinnati Society of Natural History* 7 (1): 20--24.
- Kaplan, Peter. 1996. Epibiosis on ammonoids of the Opalinus Clay (Aalenian, S. Germany): Implications for paleoenvironment (abstract), 6th NAPC Abstracts of Papers. *Paleontological Society Special Publication* No. 8, p. 204.
- Kase, Tomoki, Johnston, Paul A., Seilacher, Adolf and Boyce, Japeth B. 1998. Alleged mosasaur bite marks on Late Cretaceous ammonites are limpet (patellogastropod) home scars, *Geology* 26 (10): 947--950.
- Kase, Tomoki, Shigeta, Yasunari and Futakami, Masao. 1994. Limpet home depressions in Cretaceous ammonites, *Lethaia* 27 (1): 49--58.
- Kase, Tomoki, Shigeta, Yasunari and Futakami, Masao. 1995. Limpet pits on ammonoids living in surface waters: reply, *Lethaia* 28 (4): 315--316.
- Kauffman, Erle G. and Kesling, Robert V. 1960. An Upper Cretaceous ammonite bitten by a mosasaur, *University of Michigan Contributions from the Museum of Paleontology* 15 (9): 193--248, 9 pls.
- Kennedy, W.J. 1971. Cenomanian ammonites from southern England, *Special Papers in Palaeontology* 8, 133 pp.
- Kennedy, W.J. and Cobban, W.A. 1976. Aspects of Ammonite Biology, Biogeography, and Biostratigraphy, *Special Papers in Palaeontology* 17, 94 pp.
- Keupp, Helmut. 1992. Wachstumsstörungen bei *Pleuroceras* und anderen Ammonoidea durch Epökie, *Berliner Geowiss. Abh. (E)* 3: 113--119.
- Keupp, Helmut and Ilg, August. 1992. Paläopathologie der Ammonitenfauna aus dem Obercallovium der Normandie und ihre palökologische Interpretation, *Berliner geowiss. Abh. (E)* 3: 171--189.

- Landman, Neil H. 1983. Barnacle attachment on live Nautilus: implications for Nautilus growth rate, *Veliger* 26 (2): 124--127.
- Landman, Neil H., Saunders, W. Bruce Saunders, Winston, Judith E. and Harries, Peter J. 1987. Incidence and kinds of epizoans on the shells of live Nautilus. p. 163-177 in: W. Bruce Saunders and Neil H. Landman (eds.). *Nautilus: the biology and paleobiology of a living fossil*. New York: Plenum.
- Lange, Werner. 1932. Über Symbiosen von Serpula mit Ammoniten im unteren Lias Norddeutschlands, *Zeitschrift der Deutschen Geologischen Gesellschaft* 84: 229--234, pl. 7.
- Lehmann, Ulrich. 1981. The Ammonites. Their life and their world (translation by Janine Lettau of: Lehmann, 1976, *Ammoniten. Ihr Leben und ihre Umwelt*). Cambridge: Cambridge University Press. xiii + 246 pp.
- Lewy, Zeev. 1972. Xenomorphic growth in ostreids, *Lethaia* 5 (4): 347--352.
- Lincoln, R.J. and Boxshall, G.A., 1987. *The Cambridge illustrated dictionary of natural history*. Cambridge: Cambridge University Press. 413 pp.
- Maeda, Haruyoshi and Seilacher, Adolf. 1996. Ammonoid Taphonomy. p. 543-578, in: Neil H. Landman, Kazushige Tanabe, and Richard Arnold Davis (eds.). *Ammonoid paleobiology*. New York: Plenum Press.
- Mayne, R.G. 1860. An expository lexicon of the terms, ancient and modern; in medical and general science; including a complete medico-legal vocabulary,.... London: John Churchill. x + 1506 pp.
- Mefford, John and Mapes, Royal H. 1990. A Lower Triassic ammonoid Lagerstätten in northeast Nevada, *The Compass (of Sigma Gamma Epsilon)* 67 (2): 120.
- Meischner, Dieter. 1968. Perniciöse Epökie von Placunopsis auf Ceratites, *Lethaia* 1 (2): 156--174.
- Merkt, Josef. 1966. Über Austern und Serpeln als Epöken auf Ammonitengehäusen, *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen* 125 (1-3): 467--479 (Schindewolf Festband).
- Nicosia, Umberto. 1986. Ammonites/Epizoans relationships in the Kimmeridgian of the central Apennines, *Geologica Rom.* 25 : 155--164.
- Prokop, Rudolf J. and Turek, Vojtěch. 1983. Unikátní nález silurských flexibilních krinoidů, přisedlých na schranku orthokonniho nautiloida (Translated title: A unique discovery of Silurian flexible crinoids attached to an orthocone nautiloid shell), *Casopis Národního Muzea--rada přírodovědná* 152 (4): 181--186.
- Quenstedt, F.A. 1858. *Der Jura*. Tübingen. 842 pp.
- Rákus, Milos and Zitt, Jiri. 1993. Crinoid encrusters of ammonite shells (Carixian, Tunisia). *Geobios, Memoire Special No. 15* (3eme symposium international sur les Cephalopodes actuels et fossiles; symposium F. Roman, Lyons, France. July 17-21, 1990, pp. 317-329.
- Richards, R. Peter. 1974. Ecology of the Cornulitidae. *Journal of Paleontology* 48 (3): 514--523, 1 pl.
- Schäfer, Wilhelm, 1972. *Ecology and Palaeoecology of Marine Environments*. Chicago: University of Chicago Press. xii + 568 pp. (translated by Irmgard Oertel and edited by G. Y. Craig).
- Schindewolf, Otto H. 1934. Über Epöken auf Cephalopoden-Gehäusen, *Paläontologische Zeitschrift* 16 (1/2): 15--31, pl. 2.
- Schindewolf, Otto H. 1962. Parasitäre Thallophyten in Ammoniten-Schalen, *Paläontologische Zeitschrift, H. Schmidt-Festband*: 206--215.
- Seilacher, Adolf. 1960. Epizoans as a key to ammonoid ecology, *Journal of Paleontology* 34 (1): 189--193.
- Seilacher, A. 1982. Ammonite shells as habitats in the Posidonia Shales of Holzmaden--floats or benthic islands?, *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie. Monatshefte* 1982 (2): 98--114.
- Simpson, J.A. and Weiner, E.S.C. 1992. *Oxford English Dictionary*. On Disc. Oxford, England: Oxford University Press. CD.
- Tanabe, Kazushige. 1991. Early Jurassic macrofauna of the oxygen-depleted epicontinental marine basin in the Toyora area, west Japan, Saito Ho-on Kai Special Publication No.3 (Proceedings of Shallow Tethys 3, Sendai, 1990), p. 147--161.
- Thayer, Charles W. 1974. Substrate specificity of Devonian epizoa, *Journal of Paleontology* 48 (5): 881--894.
- Todd, Robert B., ed. 1836-1839. *The cyclopædia of anatomy and physiology*. London: Longman, Brown, Green, Longmans, and Roberts. 5 vols., 1015 pp.
- Turek, Vojtěch. 1987. On some epizoans of mollusc shells from the Upper Silurian (Přídolí) of the Barrandian area, *Věstník Ústředního ústavu geologického (Bulletin of the Geological Survey, Prague)* 62 (2): 105--112.
- Westermann, Gerd E.G. 1996. Ammonoid Life and Habitat. p. 608-707, in: Neil H. Landman, Kazushige Tanabe, and Richard Arnold Davis (eds.). *Ammonoid paleobiology*. New York: Plenum Press.
- Westermann, Gerd E.G. and Hewitt, Roger A. 1995. Do limpet pits indicate that desmoceratacean ammonites lived mainly in surface waters?, *Lethaia* 28 (1): 24.

ФОТОТАБЛИЦЫ И ОБЪЯСНЕНИЯ К НИМ

FIGURE CAPTIONS

OUZC = Ohio University Zoology Collection

Plate 1

1. ? *Latanarcestes* sp. with an attached bryozoan colony; OUZC 1100; Daleje Shale; lower part of upper Emsian (Lower Devonian); Erfoud, Morocco; X 6.9.
2. *Fidelites* sp. with auloporid encrusters; OUZC 1101; Eifelian (Lower Devonian); near Erfoud, Morocco; X 3.1.
- 3, 4. *Schistoceras* sp., with an inarticulate brachiopod (? *Petrocrania* sp.) on the surface of a pyrite coating on the conch; OUZC 1102; Finis Shale, Graham Formation; Virgilian (Upper Carboniferous); Jacksboro, Texas, USA.
 3. Close-up of the brachiopod (? *Petrocrania* sp.), X 2.6.
 4. Right-lateral view of the pyrite-coated conch, X 1.0.
- 5, 7. Auloporid encrusting *Mimagoniatites* sp.; OUZC 1103; Devonian; near Erfoud, Morocco; X 5.9.
 5. Ventral view, with encrusters extending onto the surface of a septum.
 7. Left-lateral view.
6. *Schistoceras* sp., with foraminiferans (?) or serpulid-worm tubes (?) on the surface of the septum; OUZC 1104; Finis Shale, Graham Formation; Virgilian (Upper Carboniferous); Jacksboro, Texas, USA; X 2.4.

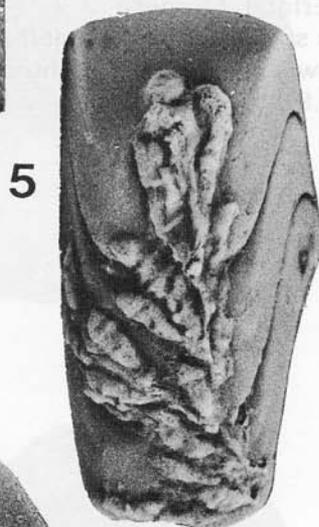
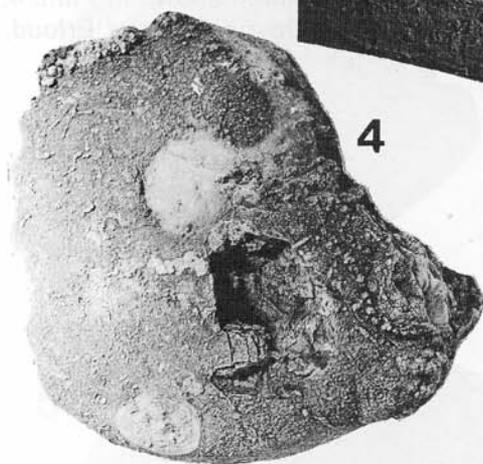
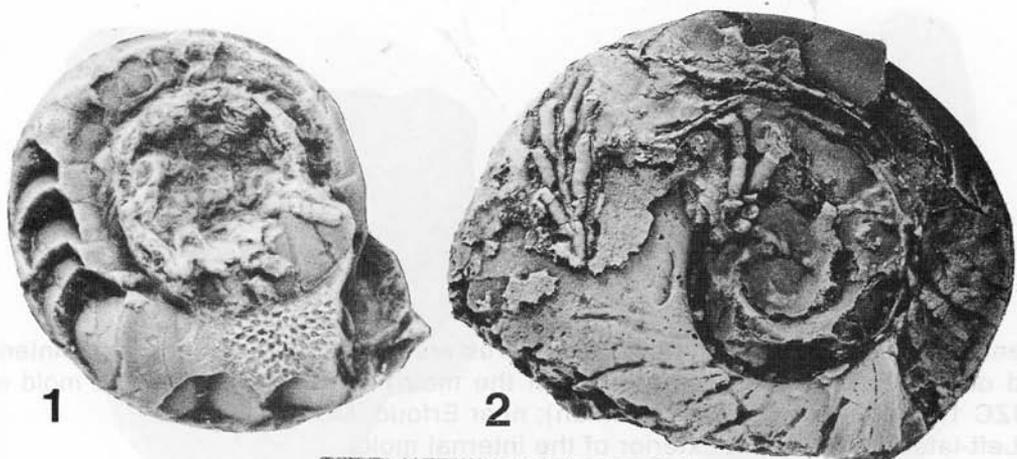


Plate 2

- 1, 2. Unidentifiable ammonoid, with auloporid encrusters on both the exterior of the internal mold and on an eroded or broken surface of the matrix of which the internal mold consists; OUZC 1105; Eifelian (Lower Devonian); near Erfoud, Morocco; X 4.2.
 1. Left-lateral view of the exterior of the internal mold.
 2. Matrix of internal mold.
3. Unidentifiable ammonoid, with auloporid encrusters; OUZC 1106; Devonian; near Erfoud, Morocco; X 2.0.
4. *Mimagoniatites* sp., with auloporid encrusters on matrix beyond the adapertural end of the conch; OUZC 1107; Eifelian (Lower Devonian); near Erfoud, Morocco; X 3.1.
5. *Cymaclymenia striata*, with a crinoid holdfast; OUZC 1108; Upper Devonian; about 40 km south of Erfoud, Morocco; X 2.1.
6. *Fidelites* sp. cf. *F. clariondi*, left lateral view of sectioned specimen shown in Plate 4, Figure 4, showing auloporids in the umbilical area; OUZC 1109; Devonian; near Erfoud, Morocco; X 1.8.

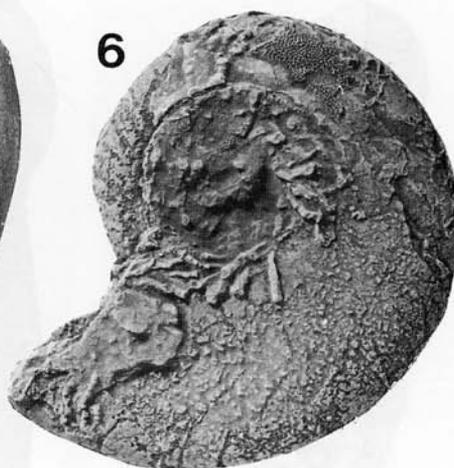
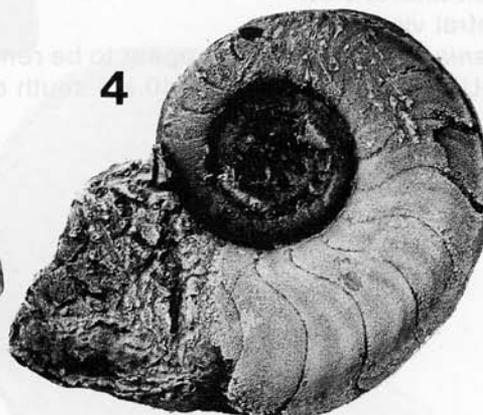
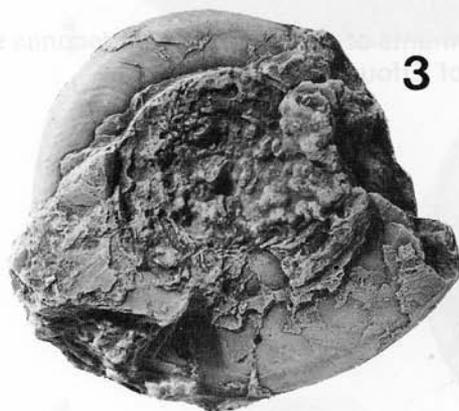
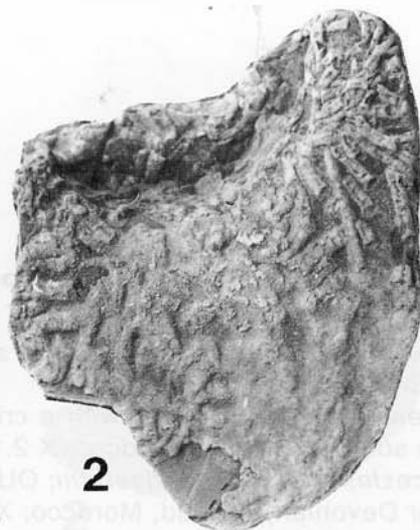
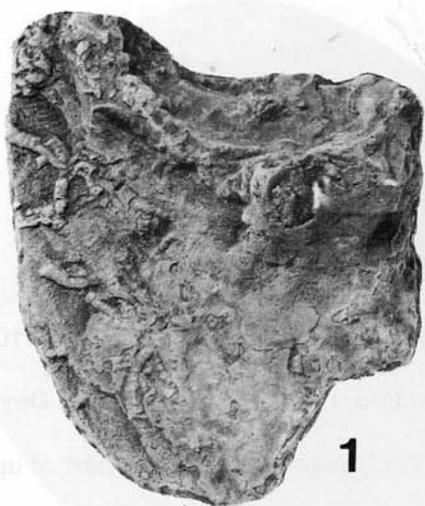


Plate 3

1. *Sporadoceras orbiculare* encrusted by an aulopodid (*Cladoconus* sp.); OUZC 1110; Devonian; near Erfoud, Morocco; X 1.0.
2. *Cymaclymenia* sp. cf. *C. striata*, with a crinoid holdfast; OUZC 1111; Upper Devonian; about 40 km south of Erfoud, Morocco; X 2.1.
- 3, 5. *Latanarcestes* sp. cf. *L. noeggerathi*; OUZC 1112; Daleje Shale; lower part of upper Emsian (Lower Devonian); Erfoud, Morocco; X 5.1.
 3. Right-lateral view.
 5. Ventral view.
4. *Cymaclymenia striata* with what appear to be remnants of an aulopodid (*Cladoconus* sp.); OUZC 1113; Upper Devonian; about 40 km south of Erfoud, Morocco; X 2.0.

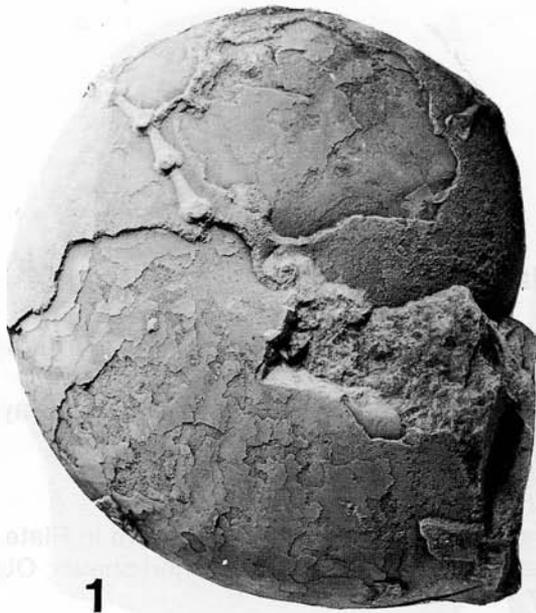
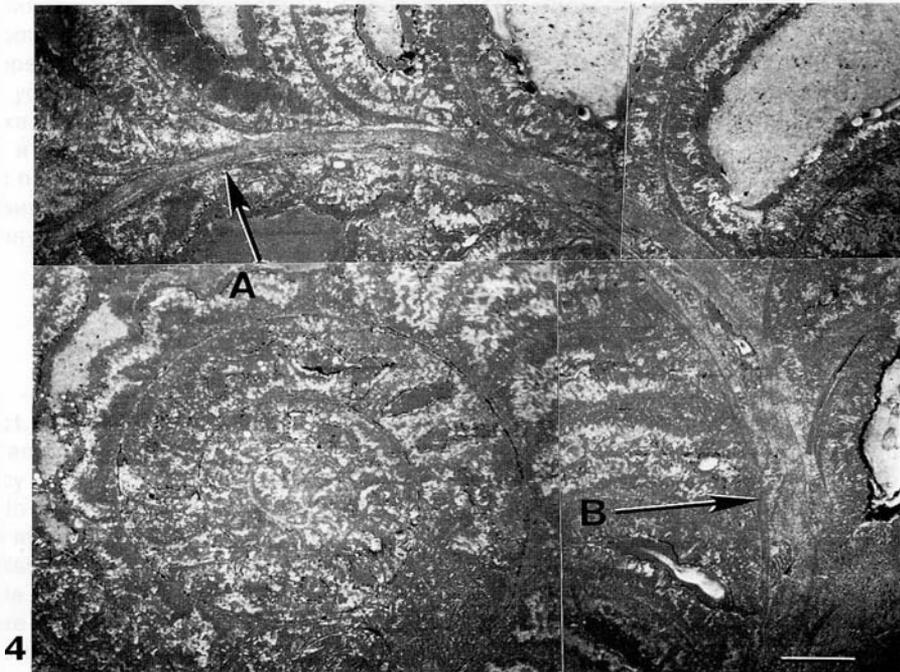
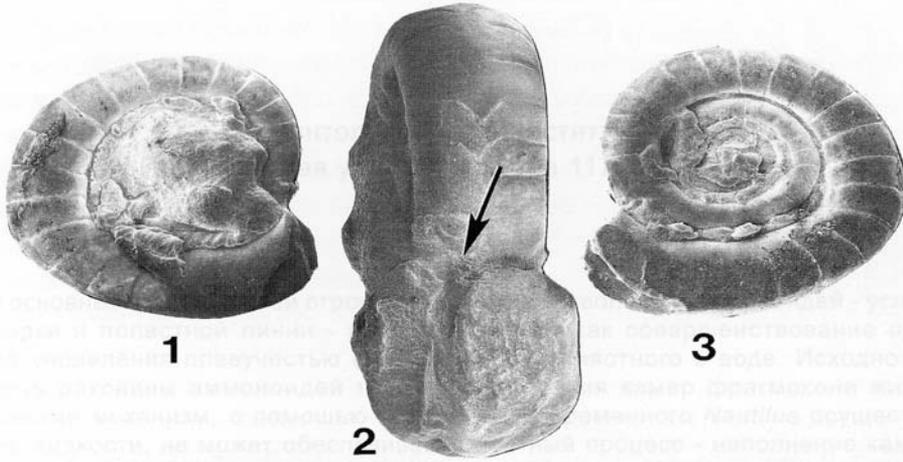


Plate 5

- 1-3. *Gyroceratites* sp. cf. *G. laevis* with an auloporid encrustation; OUZC 1115; Devonian; near Erfoud, Morocco. There is an pronounced coiling-change about one-third whorl adapical of the adapertural end of the specimen; the angle of the SEM photographs has slightly exaggerated this coiling-change. This deviant coiling apparently is the result of epizoan infestation.
1. Right-lateral view (slightly slanted), showing auloporids in the umbilicus; X 5.9.
 2. Apertural view of ammonoid (slightly slanted), with an arrow pointing at the aperture of an overgrown auloporid; X 9.0.
 3. Right-lateral view (slightly slanted), showing auloporids in the umbilicus; X 5.9.
4. *Latanarcestes noeggerathi*; OUZC 1116; Devonian; near Erfoud, Morocco; bar-scale = 1.0 mm; note the normal shell-onlap and thickness of the outermost whorl at position A (see arrow) and a conspicuous thickening at position B (see other arrow) caused by the overgrowth of the ammonoid over the auloporid.



ПОЧЕМУ У АММОНОИДЕЙ СЛОЖНЫЕ ПЕРЕГОРОДКИ И ЛОПАСТНЫЕ ЛИНИИ ?

И.С. Барсков

Палеонтологический институт РАН
Профсоюзная ул., 123, Москва 117868, Россия

Одна из основных особенностей строения раковины и эволюции аммоноидей - усложнение перегородки и лопастной линии - рассматривается как совершенствование одного из способов управления плавучестью и ориентировки животного в воде. Исходно высокая плавучесть раковины аммоноидей требует заполнения камер фрагмокона жидкостью. Осмотический механизм, с помощью которого у современного *Nautilus* осуществляется удаление жидкости, не может обеспечивать обратный процесс - наполнение камер. Наиболее вероятным механизмом, позволяющим это сделать достаточно эффективно, является капиллярность. Капиллярными проводниками жидкости из сифона в камеры являются микропористые участки сифонной оболочки, органические мембраны, выстилающие сифон, перегородки и стенку раковины. Функционально увеличение складчатости перегородки и усложнение лопастной линии дают возможность получать и удерживать, подобно «промокашке», большее количество жидкости в камерах, снижая общую плавучесть животного и способствуя его более стабильному положению за счет приобретения безразличного положения в воде. Седла и лопасти лопастной линии служат резервуарами - депо для внутрикамерной жидкости. Предлагаемая гипотеза позволяет дать функционально-адаптивную интерпретацию особенностей эволюции аммоноидей.

Why ammonoids have complex septa and sutures? I.S. Barskov

Abstract. The main characters of ammonoids - complexity of septa and sutures - can be explain as one of methods of regulation of buoyancy and orientations in water. Primarily high buoyancy of the ammonoid shell need a part of the phragmocone to be filled by the cameral liquid. In recent *Nautilus* cameral liquid pumps out from later camerae by means of passive osmotic mechanism. This mechanism can't work in the opposite direction. The most probable mechanism of filling is capillarity. Capillarity conductors are organic membranes lining the siphuncle, septa and the shell wall. Folding of the septa and suture complication enable to get and store more quantity of the cameral liquid like a blotting-paper. Lobes and saddles of the suture are a depot of cameral liquid. Proposed hypothesis allows to explain functional and adaptive significance of many peculiarities of the morphology and evolution of ammonoids.

Вопрос о том, почему аммоноидеи имеют сложно изогнутые перегородки и перегородочные линии с причудливо рассеченными лопастями и седлами (рис. 1), составляет одну из наиболее интригующих палеонтологических проблем. Нет недостатка в гипотезах и предположениях, в которых предлагаются объяснения функционального и адаптивного значения этого феномена. Наиболее разрабо-

танной, исходя из общебиологических соображений и математических расчетов, является гипотеза о ведущей роли в усложнении перегородок необходимости упрочения раковины против внешнего давления (Руженцев, 1962; Westermann, 1971, 1973, 1975). Кроме того, высказывались и другие предположения, среди которых такие, как укрепление связи мягкого тела внутри жилой камеры, места прикрепле-

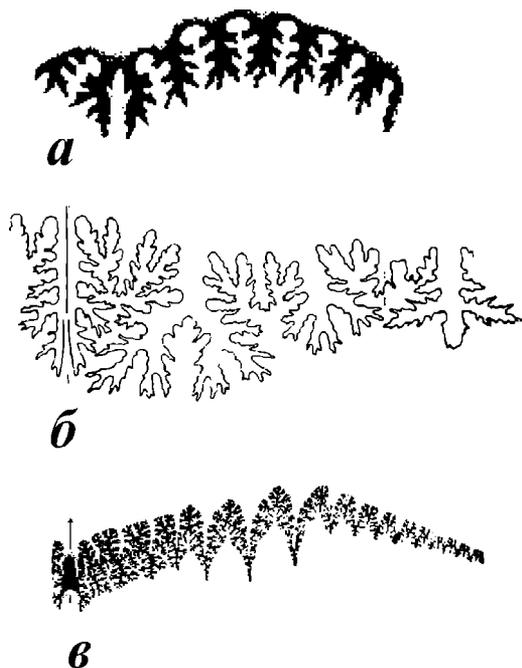


Рис. 1. Лопастные линии различных представителей аммоноидей: *Cyclolobus stachei* Gemmellaro, верхняя пермь (а), *Biasaloceras subsequens* (Karakasch), нижний мел (б), *Pinacoceras metternichi* (Hauer), верхний триас (в). Из Руженцев, 1962.

ния мускулов, экзотическая морфологическая особенность, не имеющая особого функционального значения, наподобие цвета глаз или волос, и др.

Возможно, что во всех этих объяснениях есть своя доля истины. Сложная перегородка несомненно противостоит внешнему давлению и препятствует раздавливанию раковины на глубине. Сложный рельеф задней части мягкого тела действительно может усиливать связь мягкого тела с раковинной. Изошренная рассеченность лопастной линии у мезозойских аммонитов, не имеющая систематического значения, кажется действительно морфологическим украшением, которому почти невозможно найти рациональное функциональное объяснение.

Тем не менее, на начальных этапах исторического развития аммоноидей именно вариации в строении перегородки и лопастной линии послужили основным звеном их эволюции (Руженцев, 1960). Таксономическое разнообразие группы - это в первую очередь разнообразие лопастных линий. Представляется маловероятным, чтобы основным побудительным мотивом к столь

разнообразным направлениям усложнения перегородки послужила адаптивная потребность к укреплению раковины или ее украшению. Отметим здесь, кстати, что у наутилоидных цефалопод, среди которых было немало форм с такой же спирально плоскостной раковинной, возникавшей неоднократно, и обитавших в сходных условиях, такой потребности не возникало.

Материалом для работы послужил многолетний опыт систематического и микроструктурного изучения цефалопод, основным методом - многочасовые размышления на эту тему, а непосредственным побудительным мотивом для написания статьи - необходимость находить разумные ответы на ежегодно задаваемый студентами вопрос: «Почему у аммоноидей сложная лопастная линия, а у наутилоидей - нет?». Это и привело меня к решению предложить еще одну гипотезу.

Основной чертой, обособившей цефалопод от других классов моллюсков, было образование фрагмокона, сформировавшего газово-жидкостный гидростатический аппарат - поплавок. Это позволило им оторваться от дна, стимулировало развитие аппарата активного движения и, в конечном итоге, всего того, что сделало их высшим классом беспозвоночных - «приматами моря».

Вместе с тем, при всех своих преимуществах газово-жидкостный поплавок не был лучшим решением для обеспечения свободного активного образа жизни в пелагиали. Его приобретение поставило ряд проблем, в какой-то степени сходных с теми, которые стоят перед конструкторами воздухоплавательных аппаратов легче воздуха. (В этой связи возможно уместны и некоторые «эволюционные» параллели: ни воздушные шары, ни дирижабли не стали магистральным направлением в покорении воздушного океана и уступили свое место аппаратам тяжелее воздуха; точно так же «подводные дирижабли» - головоногие моллюски с наружной раковинной не выдержали конкуренции с «реактивными аппаратами тяжелее воды» - колеидеями).

Эти проблемы таковы: способы изменения плавучести, сохранения и поддержания стабильного ориентированного положения, обеспечение при этом возможностей активного и быстрого передвижения. Во многих случаях успешное решение одной проблемы затрудняло решение другой. Оптимизи-

зация в решении всего их комплекса и составляла функциональную и адаптивную суть эволюции цефалопод. Способы решения этих проблем в значительной степени зависят от конструкции гидростатического аппарата: его формы, что влияет на его равновесное и ориентированное положение в воде.

Попытка функционального обоснования конструктивных особенностей раковин различного типа (прямых, согнутых, свернутых) в различных группах цефалопод была предпринята ранее (Барсков, 1989). Тот же подход был использован при рассмотрении основных филогенетических событий в эволюции цефалопод (Барсков и др., 1994). Ниже с этих же позиций предпринята попытка ответить на поставленный в заголовке вопрос.

Общепринято, что предками аммоноидей являются бактритиды. Основной план строения раковины бактритид может быть сведен к следующим признакам, которые поддаются функциональному и адаптивному истолкованию, что является существенным для подобного же подхода к аммоноидеям.

Эти признаки следующие: 1 - прямая длинноконическая раковина; 2 - тонкий сифон, прилегающий к вентральной стенке раковины; 3 - наличие широкой латеральной (омнилатеральной) лопасти и небольшой разорванной вентральной (некальевой) лопасти, образующейся из-за того, что сифон плотно прилегает к стенке раковины и муральная часть септы здесь отсутствует; 4 - наличие очень маленькой субсферической первой камеры (протоконха), отделенного от остальной части раковины пережимом; 5 - отсутствие (в отличие от всех других ортоконических цефалопод) внутрисифонных и камерных отложений.

Функциональное и приспособительное значение этих основных признаков может быть истолковано следующим образом. Прямая длинноконическая, часто субцилиндрическая раковина обычно с высокими камерами свидетельствует о том, что животное обладало высокой потенциальной плавучестью. При росте животного и при сохранении при этом пропорций мягкого тела плавучесть увеличивалась. При отсутствии внутрисифонных и камерных отложений бактритиды были лишены возможности ориентировать и стабилизировать раковину в постоянно горизонтальном положении. Это означает, что при жизни бактритиды могли занимать лишь наклонное к горизонтали (к поверхности воды и/или дна)

положение. Следовательно, они не могли быть активно плавающими хищниками, способными догонять добычу. Кроме того, наличие мантийной полости удлинённых, почти червеобразных пропорций исключало возможность развития сколько-нибудь мощного пропульсивного аппарата движения. Наличие маленькой субсферической начальной камеры, которая уже по своим размерам предполагает, что выходящее из яйцевых оболочек животное было планктонным, говорит о том, что бактритиды имели большое количество мелких пелагических яиц. По этим причинам и по особенностям микроструктуры начальных частей раковины можно считать, что эмбриональное развитие бактритид было неполным.

Таким образом, в отличие от большинства наутилоидных форм с прямой раковиной, бактритиды были максимально «пелагизированы» и принадлежали скорее всего к мезопланктону, обитавшему в верхних частях пелагиали.

Аммоноидеи унаследовали от бактритид все характерные для последних конструктивные особенности раковины, приобретая лишь планоспирально свернутую раковину. Спиральная свернутость раковины позволяла решить несколько проблем, которые не могли быть решены в случае прямой раковины.

1. Спиральная свернутость позволяла сохранять компактность раковины и животного в целом, допуская при этом практически неограниченные возможности роста. При длинноконической раковине, которая была характерна для предков - бактритид, это было весьма существенным приобретением. Ортоконические формы неоднократно сталкивались с этой проблемой и решали ее по-разному. Некоторые из ортоцерид вышли из положения путем трункции (усечения) апикальных частей раковины (*Sphooceratidae*), другие сочетали трункцию с приобретением на поздних стадиях онтогенеза ширококонической (*Brachycycloceratidae*) или даже бочонковидной формы (*Ascocerida*).

2. Спиральная свернутость раковины позволила снять столь трудную для прямых раковин проблему стабилизации и сохранения ориентированного положения в воде, не прибегая для этого к каким-либо дополнительным механизмам. У свернутой раковины центр плавучести естественным образом располагался вблизи центра тяжести всей системы (поплавок-фрагмокон + мягкое тело-жилая камера) или даже эти центры

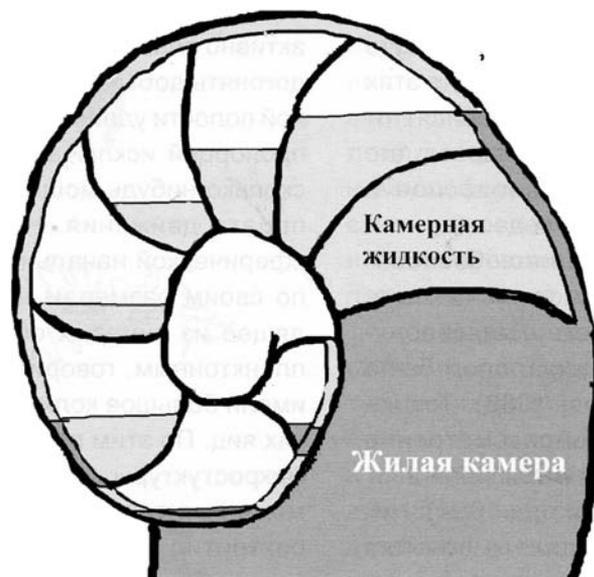


Рис. 2. Расположение камер при свернутой раковине; в верхних частях оборотов сифон находится вне камерной жидкости.

совмещались в одной точке (у современного наутилуса центр плавучести располагается на 2 мм выше центра тяжести). При такой ситуации животное находится в толще воды в положении безразличного равновесия. Это означает, что оно может принимать любое положение, в том числе и «вверх ногами» при минимальных усилиях щупалец (рук) или воронки, не прибегая ни к каким дополнительным механизмам стабилизации и ориентировки, например в виде камерных и/или внутрисифонных отложений, что было необходимым для форм с прямой раковинной.

На долю камерной жидкости оставалась лишь функция изменения плавучести. Эта функция, как показано работами по современному раковинному головоногим (*Nautilus*, *Spirula*, *Sepia*), осуществляется за счет откачивания жидкости из камер фрагмокона через сифон (Denton, Gilpin-Brown, 1961, 1966, 1971; Denton *et al.*, 1961; Ward, Martin, 1978). Камерная жидкость, близкая по составу и солёности к морской воде, заполняет последнюю из образовавшихся камер фрагмокона после того, как тело продвинулось вперед и его задний конец сформировал последнюю перегородку. В результате этого вся система фрагмокон+жилая камера с мягким телом утяжеляется. Для сохранения плавучести некоторое количество камерной жидкости должно быть откачено из

камер фрагмокона. Процесс откачивания осуществляется сифоном, работа которого основана на принципе общего осмоса (Denton *et al.*, 1961). Специализированные наружные клетки эпителия сифона содержат вакуоли с жидкостью, имеющей высокое содержание солей, и многочисленные наружные выросты, примыкающие к соединительным кольцам сифона. Последние представляют собой полупроницаемую мембрану. Через нее камерная жидкость, имеющая меньшую солёность, чем содержимое эпителиальных клеток, движется внутрь сифона, и камеры избавляются от излишней жидкости. Общая плавучесть животного уменьшается. Процесс общего осмоса является очень медленным и односторонним: он работает только на откачивание жидкости (Ward, Martin, 1978). Обратный процесс - наполнение камер жидкостью и, следовательно, изменение плавучести в сторону ее уменьшения, т. е. погружения, с помощью механизма общего осмоса невозможен. Таким образом происходит регулирование плавучести у современного наутилуса. По-видимому, этот же механизм работал у древних наутилоподобных цефалопод, в том числе и у бактриид. Образно выражаясь, животное могло «сознательно» контролировать только процесс всплытия, но не погружения.

Приобретение аммоноидеями свернутой раковины при сохранении краевого поло-

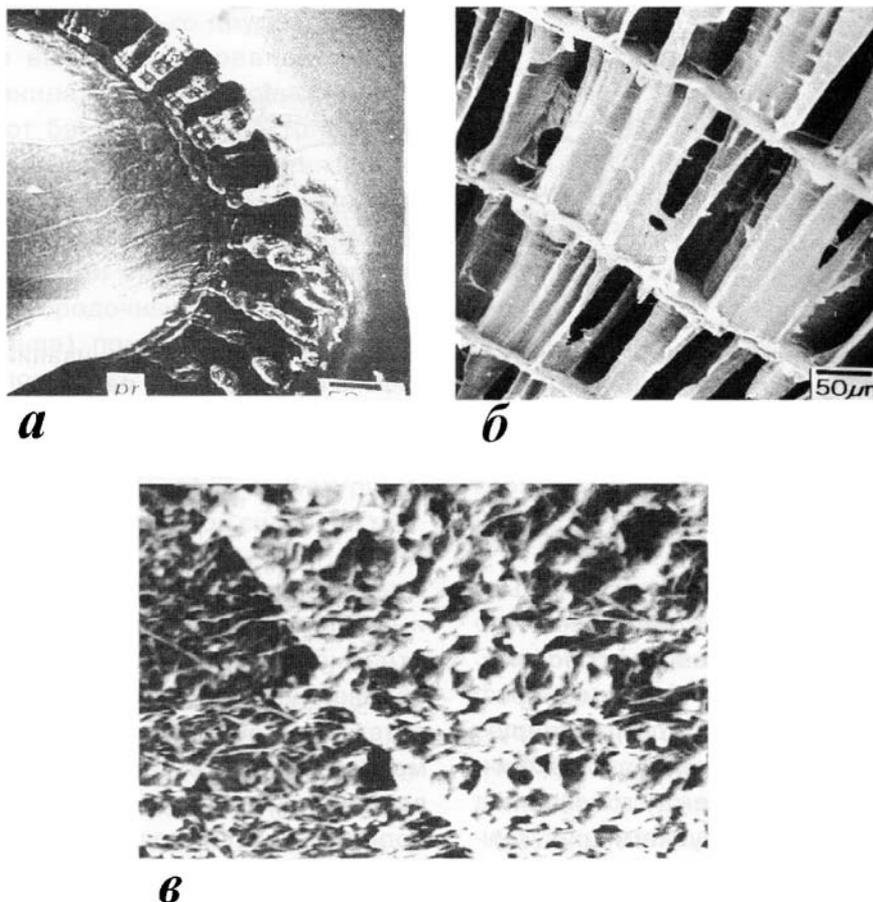


Рис. 3. Микрокапиллярная ткань в соединительных кольцах *Spirula spirula* L. (а), во фрагмоконе *Sepia esculenta* Hoyle (б). Оболочка сифона (левая часть фотографии), покрытая микропористой органической оболочкой, у аммонита *Reesidites minimus* (Yayasaka et Fukuda) (в), верхний мел. Из Tanabe et al., 1982, табл. 67, фиг.1; табл. 68, фиг.3, 6.

жения сифона должно было изменить и расширить возможности изменения плавучести.

Дело в том, что в нижних частях оборотов у свернутых форм, как и у прямых, сифон погружен в камерную жидкость, и может работать только на откачивание жидкости. В верхних же частях оборотов у свернутых форм сифон находится вне жидкости и на откачивание не работает (рис.2). Такое положение сифона создает потенциальную возможность наполнения камер, когда это становится необходимым, и таким образом, животное может управлять плавучестью не только на всплытие, но и на погружение. Одним из механизмов, с помощью которого жидкость может двигаться из резервуара (в данном случае из сифона) вовне его (в данном случае в камеры фрагмокона), является капиллярный процесс. Этот механизм является более быстрым, чем осмос, и может работать, дополняя механизм осмоса. По данным Дж.Чемберлена (Chamberlain, 1978), проницаемость

органической оболочки сифона наutilusа составляет 2,4 микродарси, т. е. очень небольшая. Согласно наблюдениям за содержащимися в аквариуме наutilusами, скорость откачивания камерной жидкости составляет 0,7 - 1,0 см³/день (Ward, Martin, 1978). Проницаемость микропористой части соединительного кольца у наutilusа составляет 10² - 10⁶ микродарси, т. е. на 2-6 порядков выше (Chamberlain, 1978). Именно за счет капиллярности происходит утяжеление «os sepia» - внутренней раковины современных сепиид и спиральной раковины у *Spirula*. Утяжеление раковины у этих форм за счет наполнения камер жидкостью является несомненным фактом, иначе они не могли бы осуществлять миграции по глубине, которые у спирулы, например, достигают тысячи метров.

У сепии между чрезвычайно сближенными перегородками, гомологичными перегородочным трубкам и/или септам фрагмокона наружнораковинных цефалопод (Van-



Рис. 4. Строение оболочки сифона и движение жидкости при откачивании ее из камер фрагмокона. Через те же микрокапиллярные участки сифона и намокающую мембрану, выстилающую сифон, стенки раковины и перегородки, жидкость может двигаться в противоположном направлении. Обозначение: ds - decoupling space - пространство, где скапливается камерная жидкость, соответствующее изгибу вентральной лопасти. По Tanabe *et al.*, 1982, рис.1-4, с изменениями.

del, Boletzky, 1979), располагаются частые извилистые поперечные пластины, в результате чего весь скелет представляет собой пористую губчатую ткань (рис. 3б) (см. Барсков, 1973; Tanabe *et al.*, 1982 и др.). У спироулы микрокапиллярными являются соединительные кольца, зажатые между голохоанитовыми перегородочными трубками (рис.3а).

Таким образом, для осуществления механизма капиллярности необходимо наличие в соединительных кольцах сифона и в камерах ткани с многочисленными тонкими сообщающимися полостями. У аммоноидей в соединительных кольцах имеются известковые манжеты, которые, по данным Танабе и др. (Obata *et al.*, 1980; Tanabe *et al.*, 1982), имеют пористое сложение. В камерах такой тканью является хорошо известная органическая выстилка стенки раковины и перегородок, хорошо сохраняющаяся в тех случаях, когда органическое вещество подверглось быстрой ранней диагенетической фосфатизации. Более того, эта органическая мембрана покрывает собственно органическую оболочку соединительного кольца (Tanabe *et al.*, 1982, табл. 67, фиг. 2,3).

Пористая структура этой ткани (пелликулы) показана в работе К.Танабе и др. (Tanabe *et al.*, 1982; здесь рис. 3в). Такая органическая выстилка внутренней поверхности камер играла роль многослойной «промокашки» или губки, способной, намокая, накапливать и удерживать достаточное количество жидкости. Функционирование пелликулы в качестве проводника для камерной жидкости, но только в сторону ее откачивания из камер, показано К.Танабе и др. (Tanabe *et al.*, 1982; здесь рис. 4). Однако

с таким же успехом она могла действовать и в обратном направлении. Изогнутость и складчатость перегородок естественным образом увеличивала поверхность и соответственно объем и вес жидкости, которая могла заполнять камеры. Помимо собственно увеличения поверхности, изгибы свободной части перегородок, по-видимому, выполняли роль путей, по которым проходило движение жидкости внутри камер. Более выразительные изгибы, располагавшиеся непосредственно у стенки раковины и отражавшиеся в лопастях и седлах, могут рассматриваться как своеобразные депо для камерной жидкости. Вполне определенно указывают на это данные упомянутых японских авторов, обнаруживших обособленную камеру (decoupling space) в месте сочленения сифона и перегородки в ее адапикальной части, соответствующей изгибу лопасти (Tanabe *et al.*, 1982; здесь рис.4).

Если принимать такое функциональное объяснение складчатости перегородок, то эволюционный процесс усложнения складчатости и лопастной линии может рассматриваться как процесс оптимизации и совершенствования регулирования плавучести. Получает свое объяснение и тот факт, что в большинстве случаев усложнение лопастной линии (образование новых лопастей и седел) происходило в области пупкового перегиба, то есть в том месте, которое располагалось ближе всего к центру тяжести и к центру плавучести животного (рис. 5). Концентрация и удержание камерной жидкости в лопастях и седлах именно в этом месте наиболее выгодно для поддержания плавучести и сохранения равновесного положения.

Вероятно, несколько другую первичную функцию выполняла древнейшая из лопастей - омнилатеральная лопасть, унаследованная от бактритид. У бактритид ее возникновение было несомненно связано с функцией укрепления перегородки. Дело в том, что при центральном или субцентральном положении сифона его твердая оболочка (перегородочные трубки и соединительные кольца), помимо своей основной функции, располагаясь вблизи центра свободной части перегородок, естественным образом служит их укреплению, связывая их в единую достаточно жесткую структуру. У бактритид пристенный краевой сифон не мог выполнять такой функции жесткой связи между свободными частями перегородок. Возникновение изгиба перегородок, выразившееся в образовании омнилатеральной лопасти, естественным образом способствовало упрочению перегородок. Впоследствии омнилатеральная лопасть, как и все позднее возникавшие лопасти и седла, участвовала в функции удержания камерной жидкости.

Данная гипотеза позволяет сделать главное: предложить функциональное объяснение эволюционному процессу усложнения перегородки и лопастной линии у аммоноидей, по крайней мере, на первом, палеозойском этапе их исторического развития. С позиций этой гипотезы получают свое объяснение и некоторые более частные события в эволюции аммоноидей, например, особенности

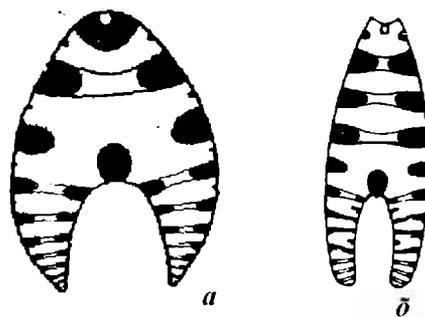


Рис. 5. Поперечные сечения некоторых аммоноитов, *Phylloceras heterophyllum* (Sowerby), верхняя юра (а), *Medicottia orbignyana* (Verpeuil), нижняя пермь (б), лопасти зачернены.

строения и эволюционной судьбы климениид. Эта группа аммоноидей возникла в начале фамена, получила феноменальное развитие в середине этого века, когда она составляла около 80% всех существовавших тогда аммоноидей, и быстро сошла на нет, окончательно исчезнув на границе девона и карбона, не оставив потомков. Наверное, нет больше ни одного таксона среди беспозвоночных ранга отряда, который существовал столь непродолжительное время (не более 5 млн лет).

Единственное отличие климениид от других аммоноидей - это дорсальное, а не вентральное положение сифона. Все исследователи признают инадаптивный характер этой черты строения. Обоснованием неадап-

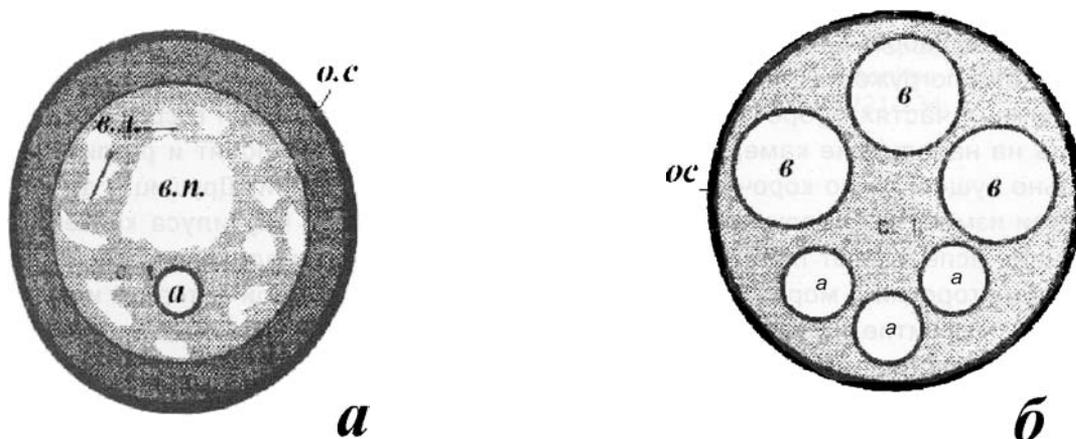


Рис. 6. Схема внутреннего строения мягких тканей сифона *Nautilus* (а) и аммонита *Virgatites virgatus* (Sowerby) (б). Обозначения: а - артерии, в - вены, в.п. - венозный проток, в.л. - венозные лакуны, о.с. - оболочка сифона. По Barskov, 1996, рис. 11.

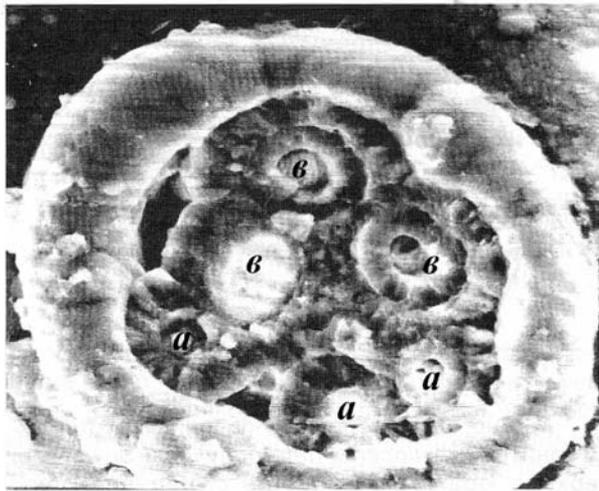


Рис. 7. Фосфатизированные кровеносные сосуды в сифоне аммонита *Virgatites virgatus* (Sowerby). По Barskov, 1996, рис. 2.

тивности являлась, по существу, лишь короткая эволюционная судьба климениид. Физический смысл инадаптивности дорсального положения сифона оставался неясным, за исключением того, что отрезки сифона, приходящиеся на каждую камеру, при дорсальном положении его короче, чем при вентральном. При этом предполагалось, что эффективность работы сифона снижалась. Частично это компенсировалось тем, что сифон у климениид стал существенно (в 3-4 раза) толще. Если же принять положение о том, что сифон аммоноидей работал не только на удаление жидкости из камер, но и на их наполнение, то неэффективность работы сифона при его дорсальном положении становится еще более выразительной. В верхних частях оборотов при дорсальном положении сифона он не мог работать на наполнение камер, так как был погружен в камерную жидкость, а в нижних частях оборотов, где он мог работать на наполнение камер, он был действительно существенно короче. Характерно, что при изменении положения сифона у климениид испытывают перестройку и изогнутость перегородки и морфогенез лопастной линии. Развитие лопастной линии начинается с упрощения, вплоть до состояния, характерного для первых аммоноидей. Понятно, что это было бы излишним, если бы функциональное значение перегородки заключалось лишь в укреплении раковины. Но если предполагать, что перегородки участвовали в наполнении камер и слу-

жили капиллярными путями для камерной жидкости, то, их перестройка становится естественным следствием изменения в положении сифона.

Усложнение перегородок у климениид наследует те же сходные направления изменений, которые были уже пройдены их прямыми и непрямыми предками, не достигая, однако, той степени усложнения, которая свойственна последним. Можно считать, что и в этом отношении развитие климениид пошло по инадаптивному пути, не оптимальному для приобретенного ими строения сифона.

Определенным подтверждением изменений функции сифона у аммоноидей в сравнении с наутилоидными цефалоподами являются и изменения в строении и структуре его твердой оболочки - перегородочных трубок и соединительных колец. Наиболее характерные из них выражаются в приобретении прохоанитовых перегородочных трубок и в образовании дополнительного обызвествленного слоя в соединительном кольце (так называемых сифонных манжет). Феноменологически и хронологически эти изменения коррелируют с приобретением сильно рассеченных лопастей и седел, но здесь несомненно должна существовать и функциональная связь. Можно полагать, что образование сифонных манжет, микроструктура которых пористая, связано с усилением функции наполнения камер. Образование мелко рассеченных лопастей и седел можно связывать с необходимостью постоянно удерживать определенное количество жидкости в изгибах перегородки у стенки раковины. Во многих случаях, сходство этих изгибов с полузамкнутыми цистернами поражает (см. рис. 1).

О несомненно большей эффективности работы сифона у аммоноидей и его большей специализации в сравнении с сифоном наутилуса говорят и различия в их внутреннем строении (Друщиц и др., 1982; Barskov, 1996). У наутилуса кровеносная система сифона представлена одной дорсально расположенной артерией и крупным продольным венозным протоком без собственного эпителия, в который впадают располагающиеся в соединительной ткани венозные лакуны (рис. 6а). У аммонитов предполагается наличие трех артерий и трех венозных сосудов (Barskov, 1996), причем, судя по одинаковой сохранности, и те и другие были настоящими сосудами с собствен-

ными эпителиальными стенками (рис. 6б, 7). Это свидетельствует о том, что и приток и отток жидкостей внутри сифона у аммоноидей был более интенсивным.

Таким образом, предлагаемое здесь функциональное объяснение причин возникновения и усложнения перегородки и перегородочной линии у аммоноидей позволяет дать рациональное адаптивное объяснение этой основной особенности строения

их раковины. Оно не противоречит накопленному эмпирическому материалу. Более того, это позволяет рассматривать адаптивную эволюцию аммоноидей в контексте адаптивного разрешения тех проблем, которые возникли при становлении класса цефалопод в целом в связи с образованием газово-жидкостного гидростатического аппарата и которые по-разному решались в различных группах цефалопод (Барсков и др., 1994).

ЛИТЕРАТУРА

- Барсков И.С. Микроструктура слоев скелета *Sepia* и *Spirula*, их сопоставление со слоями раковины других моллюсков // Палеонтол. журн. 1973. № 3. С.3-13.
- Барсков И.С. Морфогенез и экогенез палеозойских цефалопод. М: Изд-во МГУ, 1989. 161с.
- Барсков И.С., Богословская М. Ф., Киселев Г. Н. и др. Основные морфологические события в истории развития цефалопод в палеозое // Стратиграфия. Геол. корреляция. 1994. Т.2. № 1.
- Друщиц В.В., Месежников М. С., Алексеев С. Н. Особенности строения сифонной системы у волжских аммонитов // Палеонтол. журн. 1982. № 4. С.49-57.
- Руженцев В.Е. Принципы систематики, система и филогения палеозойских аммоноидей // Тр. Палеонтол. ин-та. 1960. Т. 83. 331 с.
- Руженцев В.Е. Надотряд Ammonoidea. Аммоноидеи. Общая часть // Основы палеонтологии. Моллюски - головоногие 1. М.: Изд. АН СССР, 1962. С.243-334.
- Bandel K., Boletzky S. A comparative study of the structure, development and morphological relationships of the camered cephalopod shells // Veliger. 1979. V.21. P.313-354.
- Barskov I. S. Phosphatized blood vessels in the siphuncle of Jurassic ammonites // Bull. Inst. Océanographique, Monaco. 1996. N. spec. 14.4. P.335-341.
- Chamberlain J. A. Permeability of the siphuncular tube of *Nautilus*: its ecological and paleoecological implications // N. Jb. Geol. Paläont. Mh. 1978. № 3. S.129-142.
- Dauphin Y. Microstructure des coquilles de Cephalopodes. I. *Spirula spirula* L. (Dibranchiata, Decapoda) // Bull. Mus. Nat. Hist. nat. 1976. V.54. P.197-238.
- Denton E. J., Gilpin-Brown J. B. The buoyancy of the cuttlefish *Sepia officinalis* (L.) // J. Mar. biol. Assoc. U. K. 1961. V.41. P.319-342.
- Denton E. J., Gilpin-Brown J. B. On the buoyancy of the pearly *Nautilus* // Ibid. 1966. V.46. P.723-759.
- Denton E. J., Gilpin-Brown J. B. Further observations on the buoyancy of *Spirula* // Ibid. 1971. V.51. P.363-373.
- Denton E. J., Gilpin-Brown J. B., Howart J. V. The osmotic mechanisms of the cuttlebone // Ibid. 1961. V.41. P.351-364.
- Obata I., Tanabe K., Fukuda Y. The ammonite siphuncular wall: its microstructure and functional significance // Bull. Nat. Sci. Mus. Ser. C. 1980. V.6. № 2. P.59-71.
- Tanabe K., Fukuda Y., Obata I. Formation and function of the siphuncle-septal neck structures in two Mesozoic ammonites // Trans. Proc. Palaeont. Soc. Japan. N. S. 1982. № 128. P.433-443.
- Ward P. D., Martin A. W. On the buoyancy of the pearly *Nautilus* // J. Exp. Zool. 1978. V.205. P.5-12.
- Westermann G. T. G. Form, structure, and function of shell and siphuncle in coiled Mesozoic ammonoids // Life Sci. Contr. Roy. Ontario Mus. 1971.V.87. P.1-39.
- Westermann G. T. G. Strength of concave septa and depth limits of fossil cephalopods // Lethaia. 1973. V.6. P.383-403.
- Westermann G. T. G. Architecture and buoyancy of simple cephalopod phragmocones and remarks on ammonites // Paläontol. Z. 1975. Bd.49. № 3. S.221-234.

SEPTAL PROJECTIONS - A METHOD FOR THE ILLUSTRATION OF SEPTA IN EARLY AMMONOIDS

Dieter Korn

Institut für Geologie und Paläontologie
Sigwartstraße 10, Tübingen, D-72076, Germany

Септальное проектирование - метод изображения перегородок у ранних аммоноидей Д.Корн

Изображения морфологии перегородок у ранних аммоноидей дают гораздо больше информации, чем рисунки только одних лопастных линий. Предлагается метод септального проектирования, который позволяет рассматривать перегородку спереди, сбоку и с вентральной стороны. Использование таких септальных изображений важно для классификации девонских аммоноидей.

Abstract. Illustration of septal morphology in early ammonoids provides much more information than sutural drawings alone. A method of septal projections is proposed here, showing the ammonoid septum in the frontal, lateral, and ventral view. Application of these septal views is important for classification of Devonian ammonoids.

Introduction

Illustrations of suture lines are standard in descriptions of ammonoid morphology, reflecting the widespread acceptance of this feature for phylogeny and systematics of the group. The classification of Palaeozoic ammonoids is, to a large extent, founded on major sutural differences. Particularly the morphogenetic unfolding of sutural elements, predominantly of lobes, is highly esteemed for classifying different higher taxa, such as orders, families, etc. (e.g. Schindewolf, 1929; Ruzhencev, 1960).

The far-reaching acceptance of the suture line as one of the cardinal ammonoid conch features was probably the reason for a largely uncritical application of sutural diagrams of earlier ammonoids with simple septal morphology, although in these relationships between conch shape and sutural outline are obvious (Korn, 1992). The ammonoid suture was, in many publications, as respected as an organ of the animal.

However, one has to keep in mind that it is not; the suture line is only a result of the interference of organs and structures. Responsible for the outline of the suture line are the following factors:

- (1) the shape of the cross section of the conch, which functions as a septal frame (only in ammonoids with very simple suture lines),
- (2) the position of the siphuncle, which induces a siphuncular lobe (which is external in goniatites and dorsal in clymeniids),
- (3) the number, shape, and arrangement of mantle tie points, which generate the formation of lobes (Schmidt 1952; Seilacher, 1975, 1988),
- (4) the moment at which the tie points are attached to the shell wall prior to mineralisation of the newly formed septum,
- (5) the physical properties of the unmineralised septal diaphragm, i.e. its thickness and elasticity.

Of these five factors, the influences of the first three can immediately be obtained from the fossil material. The fourth can be estimated from the depth of the induced septal inflexion caused

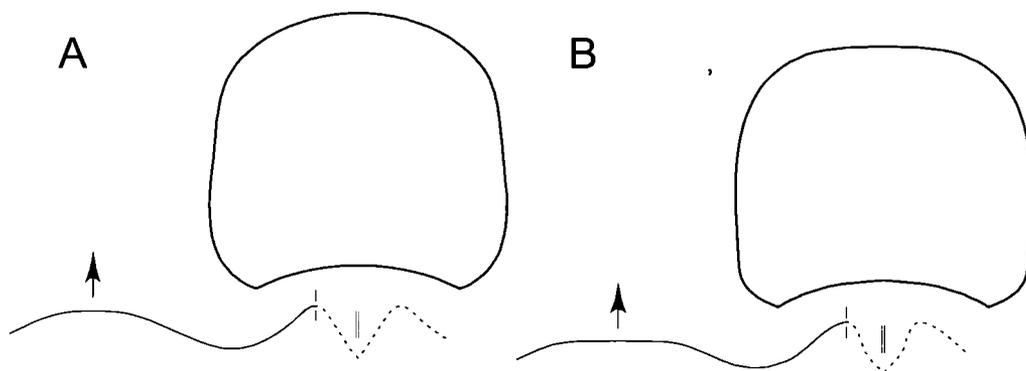


Fig. 1. Interrelationships of whorl cross section and suture line in *Platyclymenia annulata* (Münster, 1832), a species without septal fluting. Both from the annulata Zone (Late Devonian) of Kattensiepen, Rhenish Massif, Germany.

A, a specimen with rounded venter; at wh 8.5mm, ww 9.5mm; x 4; SMF 51293 (coll. Ademmer).

B, a specimen with slightly flattened venter; at wh 9.5mm, ww 10.2mm; x 4; SMF 51294 (coll. Ademmer).

Note the flattened ventral saddle in the specimen with flattened venter (B).

by the tie point, and the fifth is more or less speculative. The interaction of the five parameters is especially important in ammonoids with simple septal geometry. In these Devonian ammonoids, similar suture lines can be generated by rather different modes of septal fluting, and, vice versa, the same septal shape can result in different outlines of the suture line (Fig. 1, 4).

It must be stressed that the five parameters listed above are the primary factors, resulting in definite septal forms as the secondary features, and only these resulting in suture lines, being only tertiary characters. To uncover and graphically explicate more objectively and precisely the properties of septa in Palaeozoic ammonoids, a new method of septal projections is introduced here.

Historical review

Graphically representing septal views of ammonites has a long tradition. Robert Hooke (1705, pl. 5), in his posthumously published work, sketched septal views of several ammonites, such as specimens of *Pleuroceras* (fig. 12, 13), as well as *Macrocephalites* (fig. 1,2), the latter with a simplified septal surface illustration.

It was Guido Sandberger, who for the first time published very accurate illustrations of septal geometries of Palaeozoic ammonoids. His half-tone lithographs of several Devonian ammonoids (Sandberger, 1851a) show frontal views of septa of Devonian genera such as *Gyroceratites*, *Manticoceras*, *Anarcestes*,

Pharciceras, as well as tornoceratids and cheiloceratids. In the same year and a little later (1851b, 1855; Sandberger and Sandberger 1850-56), he added wood-cuts of frontal views of *Gastrioceras* and *Kosmoclymenia*, as well as lateral views of *Clymenia* and *Platyclymenia*.

A contour-line illustration of a septum of *Manticoceras pattersoni* (Hall, 1860) was shown by Clarke (1899: 56, Fig. 26). Despite the fact that the quoted figure is incorrect in some details, Clarke discerned the need for septal illustration that gives an image of the anticlastic septal surface of *Manticoceras*.

Generalised septal views with indicated lobes have been published rather frequently (e.g. of Late Devonian ammonoids by Wedekind, 1913; and of Early Permian ammonoids by Ruzhencev, 1949). The illustrations provided by Ruzhencev are remarkable because they show, in addition to the exact presentation of position and dimension of lobes, indications of the arch-and-pillar system that is induced by opposite lobes, using thin lines connecting corresponding lobes (Fig. 2A).

Three-dimensional septal views of various nautiloids and ammonoids were published by Seilacher (1975, 1988). He showed apical septal surfaces drawn in half-tone style, demonstrating different patterns of septal corrugations in comparison with mechanically simulated „septa“. Although these figures provide a good insight into different septal morphologies, this expensive mode of illustration is not practiced here for the following reasons.

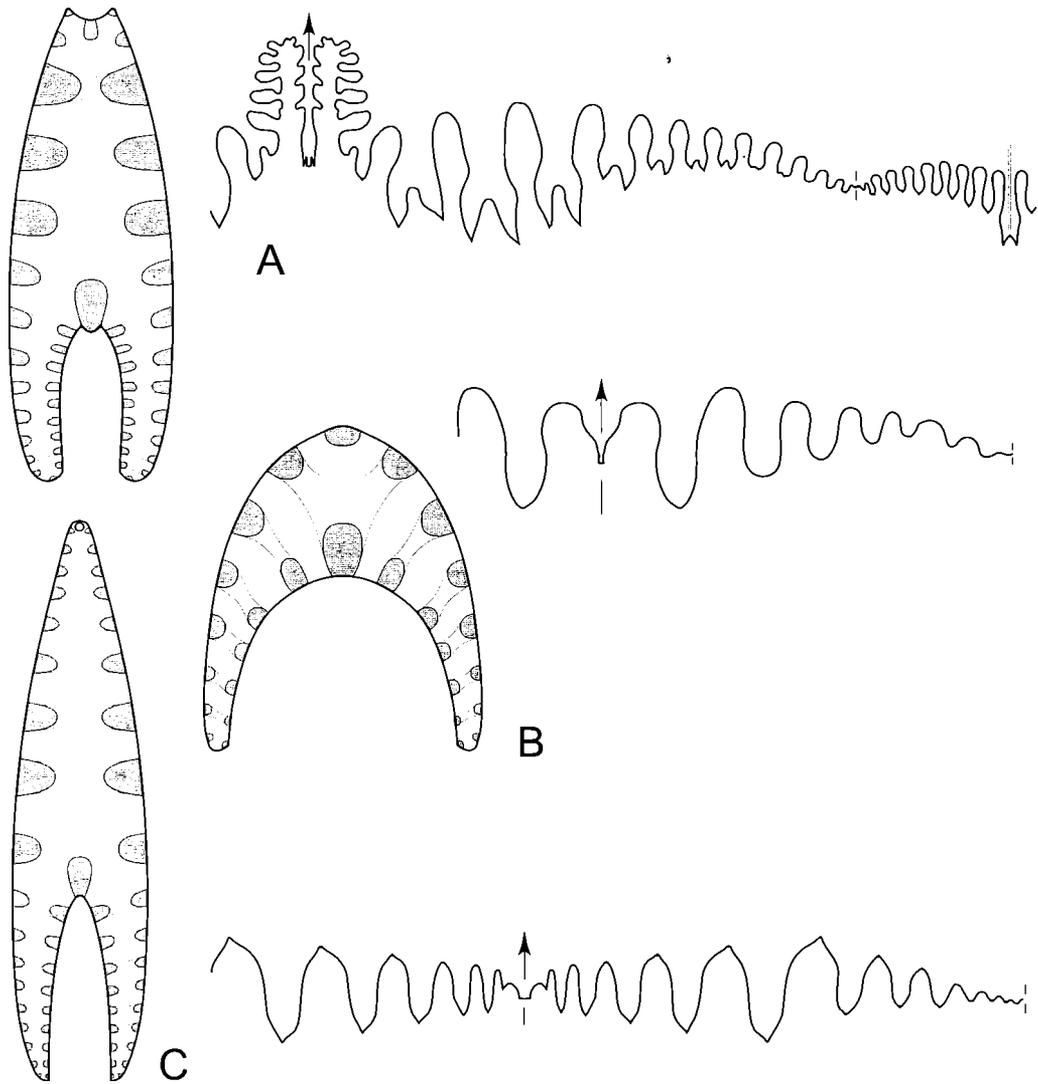


Fig. 2. Examples of frontal septal projections of ammonoids with complex suture lines.

A, *Medlicottia orbignyana* (de Verneuil, 1845), Artinskian (Early Permian) of Zhaksy-Kargaly, South Urals, Russia; cross section and suture line x 1.75; after Ruzhencev, 1949.

B, *Synpharciceras clavilobum* (Sandberger & Sandberger, 1850), Late Givetian (Middle Devonian) of Taouz, Tafilalet, Morocco; cross section and suture line x 2; SMF 51295 (purchased specimen).

C, *Beloceras tenuistriatum* (d'Archiac & de Verneuil, 1842), Frasnian (Late Devonian) of the Nikolaevsky Region, Rudny Altay, Russia; cross section x 1.5; suture line x 1.7; after Bogoslovsky, 1969.

- It is too difficult to be convenient for the production of large numbers of illustrations.

- It is very difficult to maintain a standard, i.e. for comparison, the angle of the view would have to be exactly the same in each figure.

- Exact septal properties, e.g. the prominence of inflexions caused by tie points, are not precisely obtainable from these illustrations.

Septal projections

A combined method for septal illustrations is proposed here. In this, septa are shown in frontal, lateral and ventral projection (Fig. 3):

(1) Frontal view (as already proposed by Ruzhencev, 1949): It shows the whole cross section including the lobes and indications of septal corrugations. The width of lobes shown in the figure is exactly the width of the lobes in the suture line, measured at their half depth. If corresponding lobes induce the formation of septal corrugations by the installation of an arc-and-pillar system, this is indicated by thin lines connecting the margins of the lobes (Fig. 2).

This mode of septal illustration can easily be applied to all ammonoids, where the septal corrugation is generated by mantle tie points. In those ammonoids with mainly pressure-

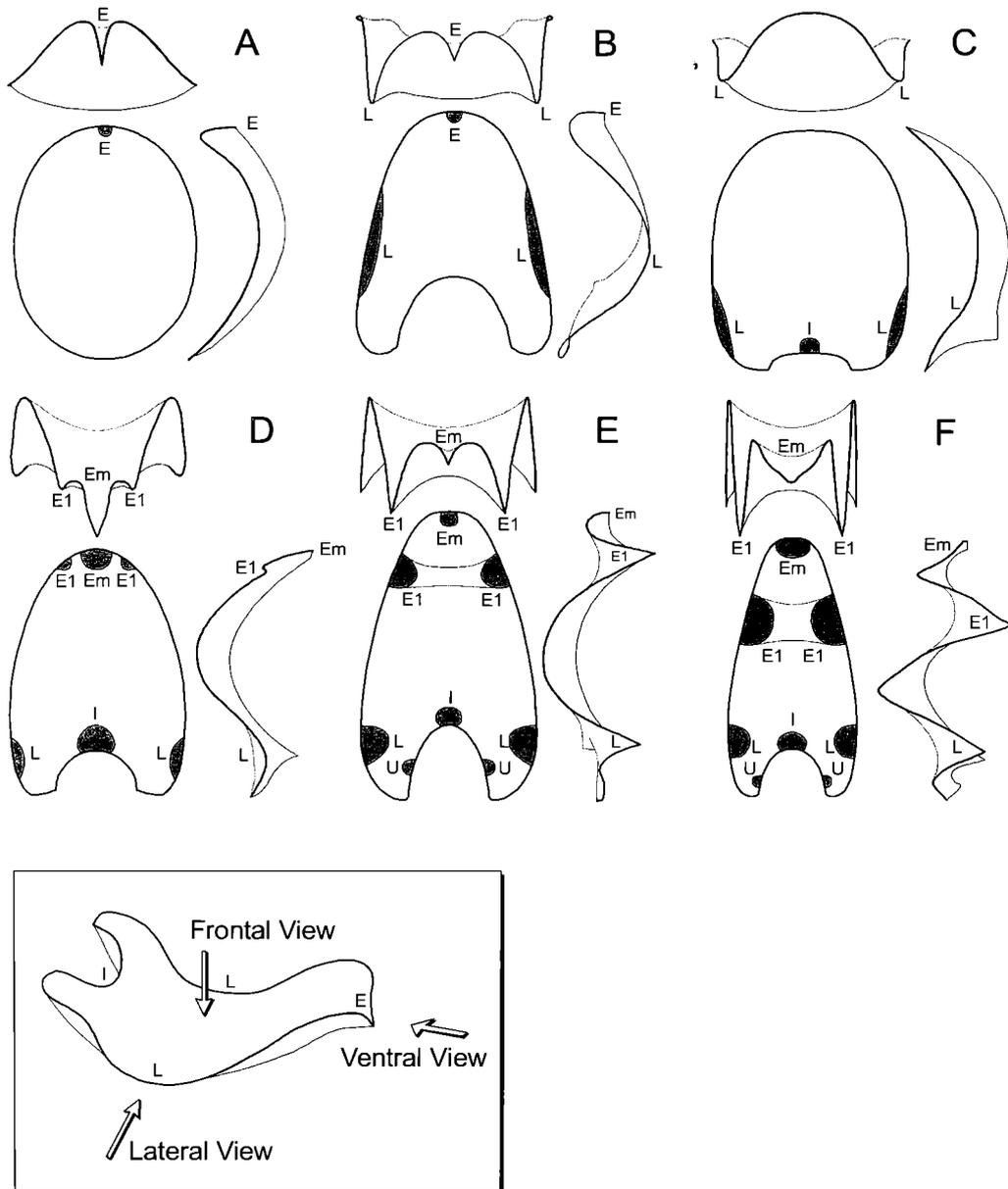


Fig. 3. Examples of septal projections and suture lines of Devonian ammonoids with simple suture lines [For better understanding, tie point induced lobes are marked by their symbols in the figures.].

A, *Gyroceratites gracilis* Bronn, 1835, juvenile specimen from the Late Emsian (Early Devonian) of Wissenbach, Rhenish Massif, Germany; x 10; GPIT 1824-1.

B, *Fidelites occultus* (Barrande, 1865), Eifelian (Middle Devonian) of Jebel mech Irdane, Tafilalt, Morocco; x 1.5; SMF 51296 (coll. Becker).

C, *Platyclymenia* sp., Late Famennian (Late Devonian) of Taouz, Tafilalt, Morocco; x 4; GPIT 1824-2 (coll. Klug).

D, *Pseudoproboloceras nebechense* Bensadd 1974, Late Givetian (Middle Devonian) of Taouz, Tafilalt, Morocco; x 3; GPIT 1824-3 (coll. Wendt).

E, *Manticoceras cordatum* (Sandberger & Sandberger, 1850), Frasnian (Late Devonian) of Rissani, Tafilalt, Morocco; x 0.5; SMF 51297 (coll. Korn, 1995).

F, *Proboloceras lutheri* (Clarke, 1885), Frasnian (Late Devonian) north of Bugle Gap near MacIntyre Knoll, Canning Basin, Western Australia; x 5; GSWA 136654 (coll. Becker).

Note that *Gyroceratites* (A) and *Fidelites* (B) display, despite of the very similar sutures, a different septal morphology: the septum of *Gyroceratites* is simply domed without a tie point induced lateral lobe, but in *Fidelites* it is fluted by marginal inflexions caused by a lateral tie point.

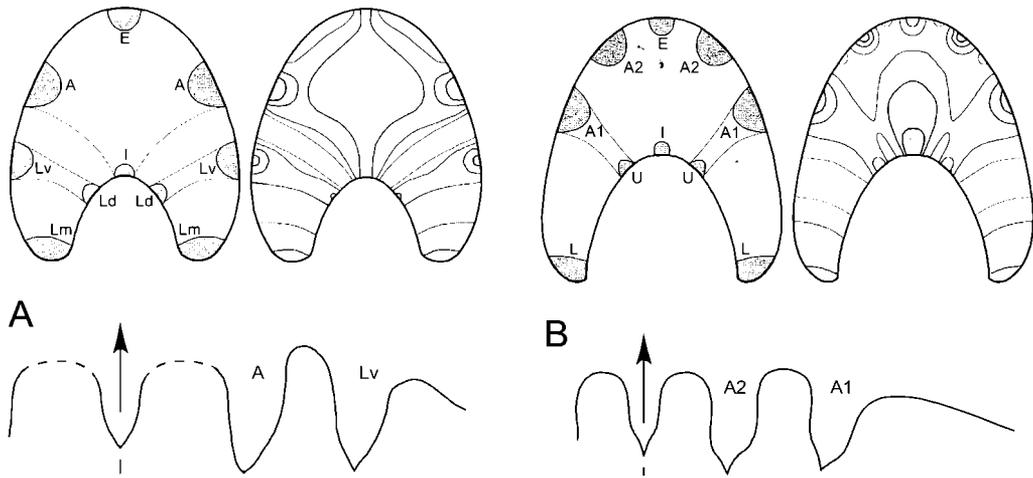


Fig. 4. Ventral suture lines and frontal septal projections of Late Devonian ammonoids with moderately complex suture lines.

A, the tornoceratid species *Posttornoceras balvei* Wedekind 1910, Middle Famennian (Late Devonian) of Beul, Rhenish Massif, Germany; x 2; GÖT 386-36 (coll. Wedekind).

B, the cheiloceratid species *Sporadoceras muensteri* (von Buch, 1832), after Bogoslovsky (1971), and a specimen from the Middle Famennian (Late Devonian) of Enkenberg, Rhenish Massif, Germany; x 2; SMF 51298 (coll. Korn, 1980).

Note that the two species, despite their similar suture lines, display very different septal shapes. The coloured contour-line illustrations of the septa underscore the septal properties with a prominent lateral septal pillar in *Posttornoceras*.

controlled, simpler fluted septa (Korn, 1997), frontal projections of septa must reflect the prominence of the septal inflexion caused by tie points (as in *Fidelites*, Fig. 3B). Sutural lobes which are not induced by tie points and are only generated by the interference of undeformed, simply domed septa and the whorl cross section are not shown in the septal projection (as in *Platyclymenia*, Fig. 1).

Frontal septal views can be drawn rather easily even for ammonoids with complex septal fluting (Fig. 2). They contain information which is not obtainable from suture drawings:

- (-) the whorl cross section is shown together with the arrangement of lobes, and
- (-) the position of corresponding lobes that cause septal corrugation is shown.

As demonstrated in the example *Posttornoceras* - *Sporadoceras* (Fig. 4), ammonoids with similar suture lines can be easily distinguished by their septal properties.

(2) Lateral and ventral views, showing the septa in side views and contain the following information:

- (-) the apertural surface of the septum is white
- (-) the apical surface is shaded
- (-) the margin of the septum (suture line) is marked by a bold line

Lateral and ventral views of complex septa are not easy to draw, hence these illustrations will be restricted to ammonoids with simple septa. By application of these illustrations, however, even minor characters of septal morphology of many Devonian ammonoids with simple suture lines can be illustrated and evaluated for classification. Such features are present in the curvature of the septa and the prominence of marginal inflexions caused by mantle tie points.

Acknowledgements

Original material on which this study is based has been made available by Franz Ademmer (Warstein), Dr. R. Thomas Becker (Berlin), Dr. Hans Jahnke (Göttingen), Christian Klug (Tübingen), and Prof. Jobst Wendt (Tübingen).

gen). I am also indebted to Pamela Pernisz, Prof. Jürgen Kullmann, and Prof. Wolf-Ernst Reif (Tübingen) for discussing and reviewing the typescript of this paper. The figured specimens are housed in the Geological Survey of Western

Australia, Perth (GSWA numbers), the Senckenberg Museum, Frankfurt a.M. (SMF numbers), as well as the Institutes and Museums for Geology and Palaeontology of Tübingen (GPIT numbers) and Göttingen (GÖT number).

REFERENCES

- Bogoslovsky, B. I. 1969. Devonskie ammonoidei. I. Agoniatity. Trudy Paleontol. Inst. Akad. Nauk SSSR, 124: 1-341 (in Russian).
- Bogoslovsky, B. I. 1971. Devonskie ammonoidei. II. Goniaticity. Trudy Paleontol. Inst. Akad. Nauk SSSR, 127: 1-228 (in Russian).
- Clarke, J. M. 1899. The Naples fauna (fauna with *Manticoceras intumescens*) in Western New York. New York State Museum, Annual Report of the Regents, 50 (for 1896): 31-161.
- Hooke, R. 1705. Lectures and discourses of earthquakes, and subterraneous eruptions. Explicating the causes of the rugged and uneven face of the Earth; and what reasons may be given for the frequent finding of Shells and other sea and land petrified substances, scattered over the whole terrestrial superficies. In: The posthumous works of Robert Hooke. Containing his Cutlerian lectures, and other discourses, read at the meetings of the Illustrious Royal Society. Publish'd by Richard Waller. 277-450. London (Smith and Walford).
- Korn, D. 1992. Relationship between shell form, septal construction and suture line in clymeniid cephalopods (Ammonoidea; Upper Devonian). N. Jb. Geol. Paläont., Abh., 185, 115-130.
- Korn, D. 1997. A modified Balloon Model for septa of early ammonoids. Lethaia, 30 (1): 39-40.
- Ruzhencev, V. E. 1949. Sistematika i evolyutsia semeystv Pronoritidae Frech i Medicottiidae Karpinsky. Trudy Paleontol. Inst. Akad. Nauk SSSR, 19: 1-206 (in Russian).
- Ruzhencev, V. E. 1960. Printsipy sistematiki, sistema i filogeniya paleozoyskikh ammonoidey. Trudy Paleontol. Inst. Akad. Nauk SSSR, 133: 1-331 (in Russian).
- Sandberger, G. 1851a. Beobachtungen über mehrere schwierige Punkte der Organisation der Goniaticiten. Jahrb. Ver. Naturkd. Herzogthum Nassau, 7: 292-304.
- Sandberger, G. 1851b. Über Goniaticiten; und insbesondere über die Varietäten-Reihe des *Goniatites retrorsus* v. Buch's. N. Jb. Miner., Geogn., Geol., Petref.-Kd., 1851: 536-554.
- Sandberger, G. 1855. *Clymenia subnautilina* (nova species), die erste und bis jetzt einzige Art aus Nassau. Jahrb. Ver. Naturkd. Herzogthum Nassau, 10: 127-136.
- Sandberger, G., Sandberger, F. 1850-1856. Die Versteinerungen des rheinischen Schichtsystems in Nassau. Mit einer kurzgefassten Geognosie dieses Gebietes und mit steter Berücksichtigung analoger Schichten anderer Länder. I-XIV, 1-564. Wiesbaden.
- Schindewolf, O. H. 1929. Vergleichende Studien zur Phylogenie, Morphologie und Terminologie der Ammoneen-Lobenlinie. Abh. Preuß. Geol. L.-Anst., N. F., 115: 1-102.
- Schmidt, H. 1952. *Prolobites* und die Lobenentwicklung bei Goniaticiten. Paläontol. Z., 26: 205-217.
- Seilacher, A. 1975. Mechanische Simulation und funktionelle Evolution des Ammoniten-Septums. Paläontol. Z., 49 (3): 268-286.
- Seilacher, A. 1988. Why are nautiloid and ammonite sutures so different? N. Jb. Geol. Paläont., Abh., 177 (1): 41-69.
- Wedekind, R. 1913. Die Goniaticitenkalke des unteren Oberdevon von Martenberg bei Adorf. Sitzungsber. Ges. Naturf. Freunde Berlin, 1913: 23-77.

ЧЕЛЮСТНОЙ АППАРАТ ПОЗДНЕКАМЕННОУГОЛЬНЫХ АММОНОИДЕЙ ЮЖНОГО УРАЛА

Л.А.Догужаева

Палеонтологический институт РАН
ул. Профсоюзная 123, Москва 117868, Россия

Описаны впервые найденные на Южном Урале аммоноидные челюсти, принадлежащие позднекаменноугольным гониатитам *Prothalassoceras*, *Gleboceras*, *Aristoceras* и *Eoasianites* и пролеканиту *Uddenites*, а также нижние и верхние челюсти с неустановленной родовой принадлежностью. Последние имеют большое морфологическое сходство с челюстями, сохранившимися в жилых камерах перечисленных родов гониатитов. В раковине *Aristoceras* найдены фрагменты радулы. Проведено сравнение уральских находок с ранее описанными челюстями гониатитов из Уругвая, США и Германии. Рассмотрены условия захоронения позднекаменноугольных аммоноидей Южного Урала. Дан краткий обзор диеты и поведения во время охоты современных головоногих. Реконструирован общий план строения челюстного аппарата гониатитов и пролеканитов. Он оказался близким к устройству челюстного аппарата современных колеоидей.

Beaks of the Late Carboniferous ammonoids from the Southern Urals L.A. Doguzhaeva

Abstract. The ammonoid beaks found for the first time in the Urals and belonging to the Late Carboniferous goniatitids *Prothalassoceras*, *Gleboceras*, *Aristoceras* and *Eoasianites* and prolecanitid *Uddenites* and the lower and upper beaks with unknown assignment similar to the former are described. In *Aristoceras* the fragmentary preserved radula was found within the body chamber. The beaks from the Urals are compared to those from the Uruguay, USA and Germany. The environmental conditions in Southern Urals at the time of the burial of the beaks are discussed. Short review on the diet and feeding habits of Recent coleoids is given. On the basis of the morphological data obtained the general scheme of the beak structure of goniatitids and prolecanitids is concluded. It conforms to that of Recent coleoids.

Введение

В 30-е годы В.Е. Руженцев открыл на западном склоне Южного Урала массовые захоронения позднекаменноугольных аммоноидей. Позже он и сотрудники возглавляемой им лаборатории высших моллюсков собрали из этих местонахождений большие коллекции гониатитов и пролеканитов хорошей сохранности. Среди материалов имеются образцы, названные Руженцевым «экологическими». Они представляют куски песчано-аргиллитовых стяжений размером 100-

250 мм, содержащие большое количество мелких раковин гониатитов, пролеканитов, бактринов, ортоцератид и псевдортоцератид, а также остатки наземных растений. При обработке этих образцов мною были обнаружены челюсти аммоноидей, описанию которых посвящена предлагаемая статья.

Интерпретация найденных скелетных, органических по составу, образований как челюстей, а не крышечек, закрывавших устье (Strickland, 1844; Дагис, Дагис, 1975; Bandel, 1988), базируется на сходстве планов строения

этих остатков и челюстного, или буккального, аппарата современных колеоидей (Clarke, 1986; Несис, 1982; Nixon, 1988 a, b, 1996).

Материал и метод

Остатки челюстей обнаружены в жилых камерах четырех родов гониатитов: *Prothalassoceras* (6 экз.), *Gleboceras* (1 экз.), *Aristoceras* (15 экз.) и *Eoasianites* (1 экз.). С большой степенью вероятности одна из челюстей среди найденных вне жилых камер отнесена к роду *Uddenites* из пролеканитов. В единственной раковине *Aristoceras* между нижней и верхней челюстями найдены фрагменты радулы. Нижние и верхние челюсти по отдельности, а также их отпечатки и обломки (всего около 40 образцов), имеющие большое морфологическое сходство с челюстями, сохранившимися в жилых камерах четырех перечисленных выше родов, были найдены вне жилых камер среди ювенильных раковин гониатитов, пролеканитов, бактригов и ортоцератид. Они извлечены из песчано-аргиллитовых стяжений в отложениях оренбургского яруса у пос. Ильинского, р. Айдаралаш и пос. Никольского (Руженцев, 1950; Bogoslovskaya *et al.*, 1995). Образцы, в которых найдены челюсти, были собраны В.Е.Руженцевым и И.В.Хворовой.

Первые указания на захоронение челюстей каменноугольных аммоноидей на Урале были получены мной при расшрифковке раковин *Aristoceras*, обладающих хорошей сохранностью раковинного вещества. Они были собраны у пос. Никольского. Исследования проводились с целью изучения внутреннего строения и микроструктуры раковины палеозойских аммоноидей. Челюсти наблюдались на продольных и поперечных сечениях раковин. Положение челюстей при захоронении не совпадало с прижизненным. В сечениях челюсти идентифицировались по органическому составу и дугообразным очертаниям в неориентированных сечениях. В отдельных случаях наблюдалась двойная органическая стенка, что также является индикатором челюсти.

Позже объемные остатки мелких челюстей были найдены при механическом измельчении образцов, содержащих ювенильные раковины, в связи с исследованием раннего онтогенеза позднепалеозойских головоногих. Обнаруженные челюсти имели большое сходство с описанными ранее че-

люстями каменноугольных гониатитов. Родовая принадлежность их оставалась неизвестной. И, наконец, при распиливании, сошлифовывании и разламывании раковин с сохранившимися жилыми камерами в них были найдены челюсти, родовую принадлежность которых удалось установить. Определение родовой принадлежности затруднялось тем, что в большинстве случаев челюсти находились в ювенильных раковинах. При их определении автора консультировала М.Ф.Богословская.

Изучение челюстей проводилось с помощью светового микроскопа Citoval-2 и сканирующего электронного микроскопа CamScan. Образцы, содержащие челюсти, либо изучались с поверхности скола, либо в продольном или поперечном сечении. Образцы, отобранные для изучения внутреннего строения челюсти в сканирующем электронном микроскопе, были отполированы с помощью алмазных паст, протравлены в течение 3-10 сек. 1-5-процентным раствором соляной кислоты и опылены золотом.

Изученный материал хранится в Палеонтологическом институте РАН в коллекции № 3871.

Терминология

При описании челюстей используются следующие термины: в н у т р е н н я я л а м и н а - внутренняя органическая стенка челюсти, г р е б е н ь - сводовая часть верхней челюсти, к а п ю ш о н - сводовая часть нижней челюсти, к л ю в - образован рострами нижней и верхней челюстей; в сомкнутом положении ростры перекрывают друг друга и верхний заходит за нижний, к р ы л о - латеральная крыловидная часть челюсти, н а р у ж н а я л а м и н а - наружная органическая стенка челюсти, р о с т р - передний заостренный кончик челюсти.

Челюстной аппарат современных колеоидей

Челюсти колеоидей расположены внутри буккальной массы, которая находится у основания рук между глазами в непосредственной близости от мозга и обособлена с помощью окружающей ее мускулистой капсулы. Буккальная масса прикреплена к основанию рук и к голове и продолжается в пищевод. Ширина ее составляет примерно половину ширины тела у основания рук. Челюсти прикреплены соединительной тканью к буккальной мускулатуре. При кормлении бук-

кальная масса вытягивается наружу, а в промежутках между кормлениями втягивается глубоко к основанию рук. Челюсти используются для откусывания мелких кусков от пойманной жертвы, удерживаемой руками. Челюстные мускулы прикреплены по краям и к наружной поверхности челюстей (Bandel, 1988). Буккальная масса относительно длины мантии у колеоидей немного короче, чем у наутилуса (Nixon, 1988 a). Предполагается, что относительные размеры буккальной массы скоррелированы со способом питания: колеоидей, у которых она меньше, охотятся на крупную добычу и перед тем, как проглотить, разрывают ее на мелкие куски, а наутилус ловит мелких животных, заглатывая их целиком, но может также разрывать и более крупную добычу (Nixon, 1988 b).

Челюсти колеоидей имеют сложную каплюсоновидную форму, создаваемую парой крыльев, соединенных спереди аркообразным сводом. Нижняя и верхняя челюсти обращены друг к другу вогнутыми поверхностями. Ростры и соответственно клюв имеют хитиновый состав, определяющий их блестящий антрацитово-черный или темно-коричневый цвет. Нижняя челюсть всегда больше верхней. Наружные поверхности обеих челюстей несут концентрические кольца роста. По этим кольцам определяют возраст особи, которой они принадлежали. Каждая челюсть имеет двойную стенку и образована наружной и внутренней ламинами, разделенными промежутком. Наружная ламина всегда короче внутренней. Строение нижней челюсти колеоидей видоспецифично (Clarke, 1986), а различия, наблюдаемые во внешней морфологии челюстей колеоидей, связаны не столько со способами питания, сколько со строением челюстей предковых групп. В целом челюсти современных головоногих больше в высоту, чем в длину. Помимо нижней и верхней челюстей твердые образования буккального аппарата головоногих включают радулу. У колеоидей число зубчиков в поперечном ряду постоянно и равно семи, не считая краевой зубной пластинки с каждой стороны ряда (Aldrich *et al.*, 1971; Solem, Roper, 1975; Иванов, Старобогатов, 1990).

История изучения челюстного аппарата гониатитов

Впервые челюсти в жилой камере были найдены у рода *Eoasianites* (подрод

Glaphyrites) из верхнекаменноугольных-нижнепермских отложений Уругвая (Closs, Gordon, 1966; Closs, 1967). Сохранность единственной найденной и оказавшейся нижней челюсти не позволила вначале описать ее в деталях. Однако было установлено, что она образована внутренней, более длинной, и наружной органическими ламинами. Вместе с челюстью была найдена радула, форма и расположение зубчиков которой сильно напоминали радулу современных кальмаров (Closs, 1967). Таким образом, благодаря этой находке впервые обнаружено сходство в строении челюстного аппарата гониатитов и современных колеоидей (Nixon, 1988a, 1996). Позже этот образец был переизучен, и в дополнение к нижней была найдена и верхняя челюсть. Это позволило реконструировать челюстной аппарат рода *Eoasianites* (Bandel, 1988, рис.6). Согласно реконструкции, у каждой челюсти длина больше высоты. Верхняя челюсть меньше нижней и имеет форму полумесяца, а нижняя имеет глубокую продольную выемку вдоль вентральной стороны и длинные крылья. Челюсть имеет заостренный клюв. В нижней челюсти наружная ламина на 1/4 длиннее внутренней (Bandel, 1988).

Следующей была описана челюсть позднекаменноугольного рода *Wiedioceras* из США (Saunders, Richardson, 1979, рис. 7). У него сохранилась только нижняя челюсть, органическая по составу и образованная двумя примерно равными по длине ламинами.

У среднедевонского гониатита *Gyroceratites*, стоящего недалеко от истоков аммоноидей, остатки челюсти вместе с крышечкой обнаружил В.Штёрмер при изучении в рентгеновских лучах раковин из виссенбахских сланцев Германии (Zeiss, 1969; Bandel, 1988). Рентгеновские снимки показали, что в одной ювенильной раковине сохранились и нижняя, и верхняя челюсти. По общему облику нижняя челюсть имеет большое сходство с челюстью *Eoasianites* и также обладает двойной стенкой. Ее длина равна высоте оборота. Верхняя челюсть уже нижней. Передний режущий край челюстей утолщен.

У гониатитов *Vallites* и *Reticuloceras* из нижнего намюра Вестфалии челюсти обнаружены в ювенильных раковинах из конкреций с обильным количеством аммонитов (Bandel, 1988). С помощью шлифов, изготовленных из частей конкреций, челюсти

были найдены в сечениях примерно у 50 ювенильных раковин *Vallites*, а некоторые из них содержали и радулы. У пяти радул подсчитано число зубов. Челюсти двух указанных среднекаменноугольных родов устроены так же, как у позднекаменноугольного *Wiedioceras*. Верхняя челюсть меньше нижней и в длину примерно равна высоте оборота в том месте, куда она сместилась при захоронении. Стенка челюсти утоняется к заднему концу, который часто подвернут, как это бывает с челюстями современных колеоидей. Самый длинный сохранившийся фрагмент радулы состоит из 25-30 рядов. Число зубов в поперечном ряду не установлено. Они имеют крючковидную форму.

Нижняя и верхняя челюсти найдены в жилой камере *Cravenoceras* из нижнего карбона штата Арканзас (Tanabe, Mapes, 1995). У этого рода нижняя челюсть больше верхней. Обе образованы органическими ламинами примерно равной длины. Вместе с челюстями найдена радула, имеющая в каждом поперечном ряду, как и у ранее описанных мезозойских аммоноидей и современных колеоидей, семь зубчиков и две зубные пластины по одной с каждой стороны.

У рода *Girtyoceras* из нижнего карбона штата Арканзас строение челюстного аппарата установлено по объемным трехмерным образцам, а в нескольких случаях нижняя и верхняя челюсти сохранились попарно (Doguzhaeva et al., 1997, фиг. 1C-D, 2B). У этого гониатита нижняя челюсть также больше верхней, что объясняет частое нахождение в ископаемом состоянии последней внутри первой. Обе челюсти представляют органические одностворчатые, аркообразно изогнутые в центральной части, образования, в прижизненном состоянии расположенные таким образом, что выпуклая сторона нижней челюсти обращена к вентральной стороне, а верхней - к дорсальной. Передние отделы обеих челюстей заострены в виде ростра, и вместе они образуют клюв. Стенка челюсти сложена двумя органическими ламинами. В верхней челюсти обе ламины имеют примерно равную длину, а в нижней - наружная ламина короче и составляет примерно 1/2-1/3 длины внутренней ламины. Ростральные части обеих челюстей слегка обызвествлены. На наружной поверхности крыльев обнаружены следы прикрепления челюстных мышц (Doguzhaeva et al., 1997,

фиг. 5B). В трех случаях между нижней и верхней челюстями сохранилась радула, в поперечном ряду которой располагаются семь заостренных зубчиков и две зубные маргинальные пластинки, по одной с каждой стороны (Doguzhaeva et al., 1997, фиг. 5A, 6A).

Таким образом, каждая новая находка челюсти являлась дополнительным подтверждением предположения о том, что по строению челюстного аппарата гониатиты имеют большее сходство с колеоидеями, чем с юрско-меловыми аммонитами (Nixon, 1988 a, b). Различие в строении челюстного аппарата гониатитов и юрско-меловых аммоноидей заключается в том, что у первых обе ламины длинные и внутренняя ламина немного длиннее наружной, а у вторых внутренняя ламина очень короткая, а наружная - длинная, за счет чего большая часть челюсти у них одностенная, и только ее передний отдел сохраняется двустенным. Разное соотношение длин наружной и внутренней ламин у гониатитов и мезозойских аммоноидей, возможно, связано с преобразованием в эволюции аммоноидей системы челюстных мышц и их прикрепления к челюстям (Doguzhaeva et al., 1997).

Радула, напротив, не претерпела заметных изменений. Кроме перечисленных выше гониатитов, радула была найдена у триасового цератита *Nordophiceras* (Захаров, 1974), юрских аммонитин *Hildoceras*, *Arnioceras*, *Elegantoceras*, *Dactylioceras* (Lehmann, 1967, 1971, 1979, 1981) и ранне-мелового рода *Aconoceras* (Догужаева, Мутвей, 1990; Doguzhaeva, Mutvei, 1992, 1993). У всех перечисленных родов поперечный ряд радулы состоит из семи зубов и двух маргинальных зубных пластинок. Обращает на себя внимание сходство в строении радулы аммоноидей и некоторых современных осьминогов и кальмаров (Lehmann, 1967; Bandel, 1988; Doguzhaeva, Mutvei, 1993). В отличие от аммоноидей и колеоидей, у современного наутилуса в поперечном ряду радулы насчитывается девять зубов и четыре маргинальные зубные пластинки (Solem, Roper, 1975). По строению радулы было предложено разделение головоногих на два подкласса: *Angusteradulata*, к которому были отнесены колеоидеи и аммоноидеи, и *Lateradulata*, включивший современного наутилуса и неаммоноидных вымерших головоногих (Lehmann, 1967).

**Морфология челюстей
позднекаменноугольных аммоноидей
Южного Урала**

Отряд Goniatitida Hyatt, 1884

Подотряд Goniatitina Hyatt, 1884

Семейство Thalassoceratidae Hyatt, 1900

Род *Prothalassoceras* Böse, 1919

Челюсть 1

Prothalassoceras sp. (табл. I, фиг. 1); экз.№ 3871/201; Башкирия, р. Айдаралаш; оренбургский ярус. Сборы И.В.Хворовой.

Уникальный по сохранности образец представляет переднюю часть челюстного аппарата, сохранившегося в жилой камере. Нижняя и верхняя челюсти находятся в положении с сомкнутым клювом.

Нижняя челюсть имеет короткий, уплощенный, сужающийся кпереди капюшон треугольных очертаний и отходящие от него вверх почти под прямым углом высокие крылья. Кольца роста одного порядка до 0,2 мм шириной, разделенные желобками и изогнутые на вентральной стороне вперед. Последняя особенность указывает на наличие выемки на заднем крае нижней челюсти. Ростр заостренный треугольных очертаний. Высота нижней челюсти 15 мм, ширина капюшона примерно 6 мм, т. е. высота нижней челюсти в 2,5 раза превышает ее ширину.

Верхняя челюсть меньше и уже нижней. Ее передний отдел находится внутри нижней челюсти. Гребень узкий, заостренный кпереди и слегка вогнутый, с неглубоким срединным желобком. Крылья отходят от гребня книзу почти под прямым углом. Кольца роста одного порядка. На гребне они имеют овальные очертания. При переходе к ростру желобок выполаживается, и здесь появляется тонкая скульптура, имеющая вид тонкой, радиальной, расходящейся от ростра штриховки. Ростр верхней челюсти погружен в нижнюю челюсть, поэтому его форма неизвестна.

У рассматриваемого образца при распиливании была утрачена примерно задняя треть челюсти.

Челюсть 2

P. bashkircum Ruzh. (табл. I, фиг. 5); экз.№ 320/1561; р. Урал, к северо-западу от пос. Ильинский; оренбургский ярус. Сборы В.Е.Руженцева.

Крупный фрагмент нижней челюсти найден в задней части жилой камеры, при-

легающей к последней перегородке, в раковине диаметром 18 мм. Челюсть диагностируется по типичной для челюстей палеозойских аммоноидей сильно вогнутой капюшонovidной форме, частично сохранившемуся органическому веществу черного цвета, вероятно, хитину, слагающему челюсти аммоноидей, и характерным кольцам роста. Большая часть жилой камеры, а вместе с ней передний отдел нижней челюсти и вся верхняя челюсть отсутствуют. Складывается впечатление, что они были обломаны во время препарирования раковины. Размеры рассматриваемого фрагмента челюсти превышают размеры задней части жилой камеры, куда она переместилась при захоронении. Челюсть несет следы пластической деформации - ее края подвернуты внутрь сверху и поджаты сзади. Судя по очертаниям, сохранившийся фрагмент представляет заднюю половину челюсти.

Высота челюсти с учетом подвернутой части 15 мм, а максимальная ширина 8 мм. Ширина колец роста примерно 0,4-0,5 мм. Высота оборота в месте нахождения челюсти 13 мм, а максимальная ширина 10 мм.

Таким образом, представители рода *Prothalassoceras* обладали сравнительно узким и высоким челюстным аппаратом, состоящим из нижней, более крупной, и верхней, имеющей меньшие размеры, челюстей, сложенных черным органическим материалом, вероятно, хитином. Капюшон плоский или слегка выпуклый. Гребень уплощенный или слегка вогнутый. И в нижней, и в верхней челюсти крылья отходят с резким перегибом и расположены под почти прямым углом относительно капюшона и гребня. Из-за этого оба крыла располагаются почти параллельно друг другу. У нижней челюсти они длиннее и больше по площади, чем у верхней. Челюсти орнаментированы кольцами роста. На капюшоне они изогнуты вперед, что отражает выемку заднего края нижней челюсти, а на гребне - назад, что указывает на овальные очертания заднего края верхней челюсти. Ростр нижней челюсти обызвествлен. При смыкании ростры перекрывали друг друга таким образом, что верхний ростр заходил внутрь нижнего. Челюстной аппарат имел достаточно крупные размеры относительно длины и высоты жилой камеры, которая у рассматриваемого рода занимала примерно один оборот. Относительная длина

челюстного аппарата примерно составляла 1/6-1/7 длины оборота, что укладывается в представления о том, что у современных колеоидей длина челюсти составляет 1/5-1/6 длины мягкого тела (Morton, Nixon, 1987).

Таким образом, узкий и высокий челюстной аппарат рода *Prothalassoceras* четко вписывается в дискоидальную раковину с высокими оборотами и узкой округлой вентральной стороной.

Род *Gleboceras* Ruzhencev, 1950

Челюсть 3

Gleboceras sp. juv. (табл. III, фиг. 1); экз. № 3871/203; р. Урал, пос. Ильинский; оренбургский ярус. Сборы В.Е.Руженцева.

В расколоте жилой камере раковины, диаметр которой около 8 мм, найдена хорошо сохранившаяся верхняя челюсть. Возле ее переднего конца выглядывает из породы, заполняющей жилую камеру, ростр нижней челюсти. После того как раковина была расколота, обнажился небольшой участок округлого сводообразного гребня, имеющего черный цвет и концентрические кольца роста. С помощью травления и механического удаления окружающей породы были обнажены крылья и ростр. Близкая к изометрической форма челюсти и ее относительно небольшие в сравнении с высотой оборота размеры указывают на то, что это верхняя челюсть. Ее длина 2 мм, ширина около 2 мм, высота 1.2 мм. У челюсти хорошо обнажен передний край, имеющий выемку в форме замочной скважины.

Род *Aristoceras* Ruzhencev, 1940

Челюсти 4-6

A. chkalovi Ruzh. (табл. II, фиг. 3); экз. № 3871/204; *Aristoceras* sp. juv. (табл. III, фиг. 4); экз. № 3871/205; *Aristoceras* sp. juv. (табл. III, фиг. 3а-3в); экз. № 3871/206); р. Урал, к западу от пос. Никольского; оренбургский ярус.

Присутствие челюстей в жилых камерах рода *Aristoceras* установлено с помощью продольных и поперечных сечений преимущественно мелких раковин с сохранившимися жилыми камерами. Поэтому челюсти наблюдались в сечении и диагностировались по органическому составу и дугообразным очертаниям сечений: если сечение прошло через передний отдел, то очертания имеют сильно изогнутую форму, если через латеральные стороны - слабо изогнутую.

Наиболее полно сохранившийся челюстной аппарат представлен в продольном се-

чении и нижней, большей, и верхней, меньшей, челюстями, причем первая охватывает последнюю (табл. II, фиг. 3). Обе челюсти имеют двойную стенку, образованную наружной и внутренней ламинами, разделенными нешироким интервалом.

Челюсть, сохранившаяся в жилой камере, занимающей третий оборот, рассечена продольно; причем сечение прошло через передний отдел (табл. III, фиг. 4). Наблюдаются сливающиеся спереди в виде ростра наружная и внутренняя органические ламинны, образующие стенку челюсти.

На поперечном сечении другой ювенильной раковины наблюдается поперечное сечение широкой нижней челюсти, форма которой четко соответствует форме сечения оборота (табл. III, фиг. 3а). Вместе с челюстью сохранились фрагменты радулы с разрезанными поперек зубчиками (табл. III, фиг. 3б). Сечение прошло у основания зубов, там, где они почти сливаются друг с другом. Каждый зуб имеет центральную полость и тонкую обызвествленную зернистую стенку и отличается от соседних зубов диаметром и формой основания (табл. III, фиг. 3в). Судя по размерам и форме сечения зубов, сохранившийся фрагмент радулы представлен следующими зубами (на снимке снизу вверх): центральным, имеющим крупное круглое основание, первым латеральным зубом меньшего диаметра, чем центральный, вторым латеральным зубом с удлинённым овальным сечением у основания, маргинальным зубом с мелким овальным основанием и изогнутой в виде половины баранки зубной пластинкой. На небольшом расстоянии (на снимке сверху) от этих четырех зубов и одной зубной пластинки находятся клыкообразный срез маргинального зуба и маргинальная зубная пластинка следующего ряда. Таким образом, поперечный ряд радулы рода *Aristoceras* состоит из крупного центрального зуба, с каждой стороны от которого расположены первый и второй латеральные зубы, маргинальный зуб и зубная пластинка. Вентральный и первый латеральный зубы скульптурированы тонкими продольными ребрышками.

Семейство *Neococeratidae* Hyatt, 1900

Род *Eoasianites*?

Челюсть 7

Eoasianites? sp. juv.; экз. № 3871/207; Башкирия, р. Айдаралаш; оренбургский ярус. Сборы И.В.Хворовой.

В жилой камере, занимающей конец второго и часть третьего оборота, на поперечном сколе просматриваются очертания челюсти, диагностируемой по черному цвету ее стенки и общей форме. Высота оборота в месте нахождения челюсти 6 мм, а высота челюсти примерно 4 мм.

Отряд Prolecanitida Miller et Furnish, 1954
Подотряд Prolecanitina Miller et Furnish, 1954
Семейство Medlicottiidae Karpinsky, 1889
Род *Uddenites* Böse, 1917

Челюсть 8

Челюсть с большой степенью вероятности рода *Uddenites* (табл. III; фиг. 2); экз. № 3871/208; пос. Ильинский; оренбургский ярус. Сборы В.Е.Руженцева.

Уникальный по сохранности образец, дающий полное представление о строении челюсти в продольном сечении и соотношении длин наружной и внутренней ламин. Он представляет нижнюю челюсть с частично сохранившимся органическим веществом, расколотую на две половинки вдоль латеральной поверхности внутренней ламины. Наружная ламина обнажена на сколе вдоль вентральной стороны.

Нижняя челюсть узкая и высокая за счет очень узкого капюшона и высоких и длинных крыльев, отходящих под прямым углом вверх. Капюшон, постепенно сужающийся кпереди и переходящий в хорошо выраженный относительно длинный загнутый вверх ростр, имеет слабовыпуклые очертания. Вдоль капюшона тянется желобок. Задний край капюшона округлый. На капюшоне насчитывается порядка 25-30 колец роста. Крыло имеет сложные очертания переднего края. У ростра оно имеет выемчатый край, затем изгибается под прямым углом к нему и вскоре, закругляясь, отходит назад. Сзади оно имеет округлые очертания и максимальную высоту, составляющую 8 мм при максимальной длине 13 мм. Крыло несет кольца роста нескольких порядков, причем кольца роста первого порядка имеют вид грубых концентрических складок.

Ростр органический, толстостенный и полый внутри, в виде конуса с загнутой вершиной. Длина ростра примерно 2 мм.

Челюсть образована наружной и внутренней ламинами, разделенными сравнительно широким интервалом. Длина наружной ламины вдоль вентральной стороны

1 мм, внутренней 13 мм и максимальная ширина интервала 3 мм. Таким образом, относительная длина внутренней ламины составляет примерно 7/8 от длины наружной ламины. Челюсть описанной формы идеально вписывается в раковину с высокими уплощенными с боков оборотами и узкой вогнутой вентральной стороной. Такого типа раковины обладают представители рода *Uddenites*, извлеченные из стяжения, в котором найдена рассматриваемая челюсть. Маловероятно, чтобы описанный челюстной аппарат, характеризующийся предельно узкой вогнутой вентральной стороной и отходящими от нее под прямым углом высокими латеральными сторонами, мог принадлежать аммониту с иной формой сечения оборотов, чем та, которая наблюдается у представителей рода *Uddenites*.

Челюсти с неустановленной родовой принадлежностью

Челюсть 9

Экз. № 3871/209 (табл. I, фиг. 4); Башкирия, р. Айдаралаш; оренбургский ярус. Сборы И.В.Хворовой.

Образец представляет нижнюю челюсть, сложенную органическим веществом черного цвета. Обнажена наружная поверхность двух крыльев и вентральной сводовой области (капюшона). Скол передней части левого крыла (на снимке справа) обнажает наружную поверхность внутренней ламины. Узкая щель вдоль плоскости симметрии, т. е. вдоль вентральной стороны, говорит о том, что челюсть, имевшая форму глубокого капюшона, была под давлением на выпуклую сторону разорвана, и два крыла как бы разошлись и легли в одной плоскости.

Челюсть имеет некоторое сходство с челюстью гониатита *Girtyoceras* (Doguzhaeva et al., 1997). Она достаточно глубокая, с отогнутым вверх ростром и широкой выемкой по заднему краю, возникающей за счет того, что крылья имеют максимальную длину вдоль диагонали. Длина вентральной стороны (капюшона) 6 мм; длина крыла по диагонали 8 мм; длина отогнутого ростра 1.5 мм, глубина выемки заднего края 1.5 мм. Четкие кольца роста повторяют очертания створок. Число колец роста - порядка 40. Передний край слабовогнутый. Угол между передним и латеральным краями крыла составляет примерно 120°. Вентральная сто-

рона уплощенная. Перегиб к латеральной стороне проходит вдоль направления максимальной длины крыла. Челюсть образована наружной и внутренней ламинами, сливающимися у переднего края. Максимальное расстояние между ними 0.6 мм. Внутренняя ламина не выступает за край наружной ламины, из чего следует, что она не длиннее наружной.

Челюсть 10

Экз. № 3871/210 (табл. I, фиг. 2); Башкирия, р. Айдаралаш; оренбургский ярус. Сборы И.В.Хворовой.

Образец представляет обнаженную поверхность одного крыла со следами черного органического вещества и сводовую часть. Близкая к изометрической форма крыла, возможно, свидетельствует о том, что это верхняя челюсть. Гребень узкий, так что крылья располагались на небольшом расстоянии друг от друга. Поверхность крыла уплощенная. Передний край слабо вогнутый. Задний край имеет округлые очертания. Вдоль заднего края челюсть пластически деформирована и поджата внутрь. Поверхность крыла орнаментирована неглубокими складками и тонкими кольцами роста. Гребень орнаментирован тонкой продольной штриховкой. Высота челюсти порядка 14 мм, длина 11 мм.

Челюсть 11

Экз. № 3871/211 (табл. I, фиг. 3); Башкирия, р. Айдаралаш; оренбургский ярус. Сборы И.В.Хворовой.

Хорошо оконтуренная, вероятно, верхняя челюсть с обнаженным гребнем и правым крылом. Спереди челюсть заостренная, сзади с широкой и глубокой выемкой.

Гребень короткий, сравнительно широкий сзади и заостренный спереди, в целом уплощенный, но слегка вдавленный с каждой стороны вдоль основания крыльев. Передний край крыла вогнутый, задний округлый. Крыло заметно длиннее гребня. На крыле порядка 15 колец роста. Длина гребня 1.2 мм, максимальная длина крыла 2 мм.

Челюсть 12

Экз. № 3871/212 (табл. II, фиг. 1); Башкирия, р. Айдаралаш; оренбургский ярус. Сборы И.В.Хворовой.

Образец представляет обнаженное крыло, вероятно, верхней челюсти длиной около 1.5 мм. Вдоль заднего края челюсть пластически деформирована, ее задний край поджат внутрь. Следовательно, стенка утолщалась по направлению к заднему краю.

Крыло имеет близкие к изометрическим очертания, и длина челюсти, равная 1.3 мм, не намного превышает ее высоту. Четкие кольца роста, всего их 14, постепенно становятся шире. Передний край челюсти почти прямой, задний округлый.

Челюсть 13

Экз. № 3871/213 (табл. II, фиг. 2); Башкирия, р. Айдаралаш; оренбургский ярус. Сборы И.В.Хворовой.

Образец представляет продольный скол, вероятно, нижней челюсти. Обнажены наружная и внутренняя органические ламины, слагающие двойную стенку челюсти. Спереди (фиг. 2а - снизу, 2б - снизу слева) ламины сливаются и образуют органический ростр. Наружная ламина полого выпуклая, внутренняя имеет более сложную конфигурацию. Она трижды меняет кривизну, и за счет этого интервал между ламинами вначале резко расширяется, что приводит к образованию вздутия непосредственно за ростром, потом он сужается, расширяется еще раз - образуется еще одно вздутие, опять сужается, и затем расстояние между ламинами постепенно увеличивается.

Челюсть 14

Экз. № 3871/214 (табл. II, фиг. 4); Башкирия, р. Айдаралаш; оренбургский ярус. Сборы И.В.Хворовой.

Образец представляет нижнюю челюсть, с обнаженной наружной поверхностью капюшона и прилегающих частей крыльев и следами черного органического вещества, слагающего ее. Капюшон примерно на 1/3 короче крыльев. Он имеет неширокую выемку по заднему краю. Кольца роста, изогнутые вперед на капюшоне и назад на крыльях, повторяют очертания челюсти.

Челюсть 15

Экз. № 3871/215 (табл. III, фиг. 5); Башкирия, р. Айдаралаш; оренбургский ярус. Сборы И.В.Хворовой.

Челюсть, по-видимому, нижняя, обнажена со стороны капюшона и примыкающих частей крыльев. Капюшон уплощенный. Крылья отходят от капюшона под углом, близким к прямому. Развит короткий заостренный ростр треугольных очертаний. Передний край крыльев прямой. Кольца роста четкие, одного порядка. Вблизи ростра они изогнуты вперед, далее почти прямые, следовательно, выемка на заднем крае челюсти была развита только на ранних онтогенетических

стадиях, а позже она исчезала, и задний край капюшона становился прямым. Насчитывается 12 колец роста.

**Условия захоронения челюстей
позднекаменноугольных аммоноидей
Южного Урала**

Захоронение описываемых челюстей, вероятно, происходило в случаях быстрого посмертного погружения в осадок раковин вместе с мягким телом, что препятствовало их выносу из жилых камер в процессе разложения мягких тканей или поедания их падалеядами. Преобладание мелких раковин порядка 3-6 мм среди тех, в которых были найдены челюсти, возможно, связано с быстрым облеканием этих раковин илистым осадком, когда их крошечные устья оказывались «закупоренными» до того, как тело при разложении было вынесено из раковины. В тех случаях, когда это не происходило, челюсти захоронялись вне жилых камер. Как правило, эти челюсти имеют более крупные размеры. Самая крупная челюсть среди тех, которые были найдены вне жилых камер, имеет около 15 мм в длину и 10 мм в высоту, а раковина, в которой она находилась, предположительно имела диаметр порядка 35-40 мм. Исключение составляет крупный челюстной аппарат, представленный обеими челюстями, сохранившийся в жилой камере и имеющий в высоту 15 мм (табл. I, фиг. 1а). Высота оборота, в котором он находился, равна примерно 20 мм. Полные размеры этой раковины не известны, так как на момент обнаружения челюсти при распиловке породы раковина была почти полностью разрушена. Эта раковина вместе с находящейся в ней челюстью, а значит и мягким телом, должна была погрузиться в осадок до того, как тело было уничтожено.

Второе исключение представляет раковина с челюстью в жилой камере (табл. I, фиг. 5), диаметр которой 15 мм. У этой раковины разрушена большая часть жилой камеры. Ее диаметр предположительно был 18-20 мм. Ни в одной раковине больше 20 мм в диаметре челюсти в жилой камере не найдены. Это можно объяснить либо вышеуказанными причинами, либо тем, что аммониты средних и крупных размеров погибали в результате нападения на них хищников, поедавших тело, вместе с которым из жилой камеры удалялись и челюсти.

Хорошая сохранность челюстей, найденных за пределами жилых камер, указывает на незначительный посмертный перенос этих скелетных остатков от мест обитания их владельцев. Мелкие раковины с жилыми камерами и челюстями в них, вероятно, оседали на дно в зоне сублиторали. Об этом могут свидетельствовать встреченные вместе с ними хорошо сохранившиеся мелкие плоды наземных растений, попадавшие в море с пресными водами с суши или воздушным путем. Песчано-аргиллитовый состав стяжений подтверждает это предположение. Аналогичные совместные захоронения аммоноидей и наземной флоры известны в отложениях верхнего карбона США и нижнего мела (апт) на Северо-Западном Кавказе и в Среднем Поволжье. Интенсивное осадконакопление, происходившее в позднем карбоне на западном склоне Южного Урала (Руженцев, 1950), и незначительный посмертный перенос содействовали быстрому захоронению раковин с мягким телом и челюстным аппаратом в жилой камере.

**План строения и морфо-
функциональный анализ
челюстного аппарата
гониатитов и пролеканитов**

Опубликованные сведения о строении челюстного аппарата у шести родов каменноугольных гониатитов и полученные данные о челюстном аппарате четырех родов позднекаменноугольных гониатитов западного склона Южного Урала позволяют говорить об общем плане строения челюстного аппарата гониатитов.

Для челюстного аппарата гониатитов характерны следующие черты строения: (1) органический, возможно, хитиновый, состав за исключением ростра, который может быть слабо обызвествленнным; (2) развитие более крупной выпуклой книзу нижней и меньших размеров, выпуклой кверху верхней челюстей; (3) крыловидные латеральные части и нижней, и верхней челюстей имеют большую поверхность; (4) срединная сводовая часть (капюшон у нижней и гребень у верхней) короче общей длины челюсти и имеет округлую аркообразную или уплощенную форму; (5) сочетание срединной сводовой части и отходящих от нее под углом 90° и более латеральных крыловидных частей создает капюшонообразную форму каждой челюсти,

а вместе нижняя и верхняя челюсти имеют вид двух капюшонов, обращенных вогнутыми поверхностями друг к другу таким образом, что между ними возникает емкость, ограниченная спереди и с боков, но открытая сзади; (6) передний конец каждой челюсти заострен и отогнут от плоскости, в которой лежит вентральная часть нижней челюсти и дорсальная верхней, за счет чего возникает ростр, более мощный в нижней челюсти; (7) ростры нижней и верхней челюстей образуют заостренный слабо обызвествленный клюв, у которого, вероятно, в сомкнутом положении верхняя часть заходила за нижнюю; (8) каждая челюсть образована органическими наружной и внутренней ламинами, разделенными нешироким интервалом, сужающимся по направлению к ростру, возле которого обе ламины сливаются; (9) внутренняя ламина примерно на 1/4 или меньше длиннее наружной; (10) челюсти орнаментированы концентрическими кольцами роста; (11) относительные размеры челюстного аппарата крупные, длина его составляет примерно 1/5-1/7 длины жилой камеры, которая у гониатитов занимает целый оборот или более, и высота более крупной нижней челюсти не намного уступала высоте оборота, в котором она располагалась; (12) радула состоит из поперечных рядов обызвествленных зубчиков, отличающихся друг от друга размерами и формой; самый крупный - центральный, а самый высокий - краевой; (13) число зубчиков в поперечном ряду равно семи, не считая маргинальной пластинки с каждой стороны; (14) в поперечном сечении очертания более крупной нижней челюсти примерно повторяют очертания оборота раковины того рода, которому она принадлежала; (15) большие по площади поверхности латеральных частей челюсти (крыльев), особенно нижней, служили для прикрепления челюстных мышц, контролирующих смыкание и размыкание челюстей; (16) заостренный клюв, вероятно, служил для прокусывания твердых покровов пойманной добычи и ее измельчения; (17) в целом строение челюстного аппарата гониатитов подразумевает активный хищный способ питания, а объекты их ловли могли обладать твердыми покровами.

Имеющиеся сведения о строении челюстного аппарата пролеканитов ограничены приведенным в настоящей статье описа-

нием нижней челюсти *Uddenites*. Все черты, характерные для челюсти гониатитов, справедливы и для нее. Тем не менее, челюсть *Uddenites* легко отличить от челюстей гониатитов, вместе с которыми она найдена, по узкой, как лента, и вогнутой вентральной стороне с отходящими от нее под прямым углом высокими крыльями. Сравнение поперечных сечений раковины и челюсти *Uddenites* показывает идеальное соответствие формы челюсти форме оборота. Так как все пролеканиты имели раковины с узкими уплощенными инволютными оборотами, следует ожидать, что и у них нижние челюсти были близки по форме к челюсти *Uddenites* и имели узкую вентральную сторону (капюшон) с отходящими под прямым углом латеральными сторонами (крыльями).

Таким образом, гониатиты и пролеканиты имели общий план строения челюстного аппарата, хотя пролеканиты отличались от гониатитов предельно узкой и глубокой нижней челюстью со сближенными и почти параллельными крыльями.

Челюсти гониатитов и пролеканитов обнаруживают сходство с челюстями современных головоногих (Nixon, 1988 a), заключающееся в том, что у них наружная ламина короче внутренней и передний кончик челюсти имеет форму клюва. По конфигурации челюсти гониатитов имеют особенно выраженное сходство с челюстями некоторых осьминогов и вампироморф (см. Clarke, 1986). Следовательно, конструкция челюстного аппарата, органического по составу и состоящего из капюшонообразных нижней и верхней челюстей, каждая из которых образована наружной и внутренней ламинами со слабо обызвествленным передним отделом, была очень устойчивой в эволюции головоногих и просуществовала более 300 млн. лет, причем только соотношение длин наружной и внутренней ламин претерпело изменение, которое выразилось в укорочении внутренней ламины, наблюдающемся у юрско-меловых аммоноидей (см. Догужаева, Мутвей, 1990; Doguzhaeva, Mutvei, 1992).

Охота некоторых современных колеоидей и наутилуса

Современные колеоидеи - хищники, охотящиеся на ракообразных, рыб, моллюсков, иглокожих, полихет, немертин и сифонофор (Nixon, 1988 b). Основное требование

к заглатываемой пищи - это ее мелкие размеры, что связано с положением мозга вокруг пищевода. При таком положении мозга и пищевода крупные куски пищи, проходя по пищеводу, могли бы повредить мозг. Следовательно, челюстной аппарат головоногих должен быть хорошо приспособлен к измельчению пищи или к ее частичному перевариванию снаружи, что происходит у некоторых осьминогов. Имея высокоорганизованную нервную систему (Young, 1977), головоногие моллюски используют различные и часто сложные приемы захвата добычи, такие как маскировка, отслеживание, засады, резкие рывки, быстрая смена направления движения. Руки и щупальца всех разнообразных современных головоногих, за исключением наутилуса, снабжены присосками, используемыми для ловли добычи (Nixon, Dilly, 1977).

Спирулы населяют толщу воды над склоном тропических и субтропических областей Тихого, Индийского и Атлантического океанов, живут группами и совершают суточные вертикальные миграции. Они были пойманы на глубинах от 100 до 1000 м (Clarke, 1969). В желудках пойманных особей часто находят остатки мелких пелагических рачков со следами от челюстей. Приемы охоты не известны. Однако сложная мускулатура рук и щупалец и наличие присосок позволяют предполагать высокую активность спирул во время ловли добычи (Nixon, Dilly, 1977).

Сепии живут в прибрежных водах Европы и Южной Африки. Обычно они селятся до глубин порядка 250 м (Mangold-Wirz, 1963). Сепия проводит большую часть дня, зарывшись в песок, но с наступлением темноты ее активность растет, плавучесть увеличивается, и большую часть ночи она плавает (Denton, Gilpin-Brown, 1961). Сепия в погоне за креветкой рывком выбрасывает два щупальца, которые длиннее рук, и ими притягивает пойманную креветку ко рту, но, охотясь за крупной жертвой, например, крабом, она складывает вместе восемь более коротких рук и ими, как черпаком, захватывает добычу. Сепия обычно выходит на охоту до пяти раз в сутки, а в периоды размножения только до трех раз. В течение трех дней после выхода из яйца *Sepia officinalis* сохраняет эмбриональный способ питания, используя желток яйца. Затем в течение первого месяца она совмещает питание желтком и охоту на мелких ракообразных. К концу

первого месяца реорганизация ее пищеварительной системы, а также нервной и кровеносной систем, завершается, после чего мальки переходят на способы питания взрослых особей. Как показали аквариумные исследования, именно в это время смертность мальков достигает максимума. Буккальный аппарат сепии приспособлен для того, чтобы ловить, раскусывать и парализовать разнообразных бентонных, нектобентонных и планктонных животных, причем она поедает и большую часть скелета своей добычи (Messenger, 1977; Nixon, Dilly, 1977).

Вампиротеутис, глубоководный головоногий моллюск, опускается на глубины до 3000 м, отдавая предпочтение областям с пониженным содержанием кислорода, но чаще встречается в интервале между 300 м и 2000 м (Pickford, 1940, 1949). Суточные миграции у него не установлены. Считается, что *Vampirotheuthis* питается планктонными организмами, которых он ловит с помощью сети. Сеть также используется при необходимости быстро ускользнуть. Вампиротеутис, снижая в тканях содержание сульфатов, регулирует плавучесть от нейтральной до незначительно положительной и совершает небольшие подъемы над дном (Nixon, Dilly, 1977).

Прибрежный кальмар *Loligo pealei* обычно охотится на креветок таким же способом, как и сепия, а когда поедает пойманную рыбу, то даже отделяет своими руками мягкие части от костей. Он обычно выходит на охоту 2-7 раз за ночь.

Осьминог *Octopus vulgaris* живет возле дна. Заметив, что к нему приближается краб, он при помощи реактивного движения быстро поднимается над дном, а затем также быстро опускается на краба, хватая его и парализует при помощи цефалотоксина, выделяемого специальной железой. Охотясь на моллюсков, он просверливает маленькие конусовидные отверстия, наружный диаметр которых составляет 1.4-2 мм, а внутренний - 0.3-0.5 мм, и вводит через отверстие цефалотоксин, парализующий мускулы моллюска, после чего легко отрывает мягкое тело от раковины. Мальки *O. vulgaris* в течение двух месяцев после выклева ведут планктонный образ жизни, питаясь мелкими ракообразными, а позже после опускания на дно в их рацион попадают различные бентонные и нектобентонные животные, хотя предпочтение они отдают крабам (Nixon, 1977; Nixon, Dilly, 1977).

По манере питания наутилус заметно отличается от колеоидей (Bidder, 1962). Его короткие и многочисленные щупальца не имеют присосок или крючьев, хорошо развитых у колеоидей. Однако они несут хемосенсорные рецепторы, реагирующие на жертву на расстоянии порядка 60 мм. В тот момент, когда местонахождение добычи установлено, внутреннее кольцо щупалец внезапно разжимается, щупальца хватают добычу и подносят ее ко рту, а хитиновые челюсти, снабженные сильно обызвествленным клювом, крошат ее на мелкие кусочки размером около 5 мм.

Диета аммоноидей

Из юрских отложений Германии (Бавария, Саксония, Баден-Вюртемберг) известны находки аммоноидей с жилыми камерами, в которых сохранились остатки, интерпретируемые как содержимое пищеварительного тракта (Michael, 1894; Lehmann, 1971; Lehmann, Weitschat, 1973; Riegraf *et al.*, 1984; Jager, Fraaye, 1997). Среди этих остатков - раковины фораминифер, фрагменты створок остракод, членики рук подвижных криноидей, раздробленные челюсти мелких аммонитов, покровы ракообразных, кусочки раковин двустворок.

Строение челюстного аппарата, радулы, отпечатки мягкого тела и гидростатика раковины дают некоторые представления о поведении аммоноидей во время охоты и поедания добычи. Наличие у некоторых аммоноидей хорошо развитой мускульной системы (Doguzhaeva, Mutvei, 1996) предполагает их активное поведение, в том числе и при охоте. Сравнительно большие размеры буккального аппарата свидетельствуют о том, что аммониты могли заглатывать целиком мелких животных или разрывать более крупную добычу на мелкие куски перед тем, как ее проглотить (Nixon, 1988 a, b). Заостренный клюв и большие поверхности крыльев челюстей, служившие для прикрепле-

ния к ним челюстных мускулов, осуществлявших смыкательные и размыкательные движения челюстей, вероятно, обеспечивали прокусывание твердых покровов добычи и ее измельчение. Высокие маргинальные зубы радулы, вероятно, создавали коридор, по которому измельченные кусочки пищи поступали в пищевод. Предположение о существовании у аммонитов по аналогии с некоторыми современными колеоидеями чернильного мешка (Lehmann, 1967), секретом которого является чернильная жидкость, используемая как завеса при бегстве от хищников, в настоящее время не подтвердилось (Lehmann, 1981). Строение лицевого комплекса и дифференциация щупалец аммоноидей, а также наличие или отсутствие у них присосок на руках, используемых современными колеоидеями для захвата, удержания и манипулирования добычей, пока не известно.

В свою очередь аммоноидеи входили в рацион более крупных морских хищников, и содержимое желудка мелового короткошеюго плезиозавра, недавно найденного на о.Хоккайдо, является убедительным подтверждением предполагаемого взаимоотношения «хищник-жертва» между мезозойскими плезиозаврами и аммоноидеями (Sato, Tanabe, 1998). В желудке плезиозавра обнаружены четыре органические челюсти размером от 5 мм до 15 мм, принадлежавшие часто встречающимся в верхнемеловых отложениях о.Хоккайдо десмоцератидам. Раковины аммонитов в желудке не найдены, хотя там сохранились раковины других моллюсков и зуб акулы (Sato, Tanabe, 1998).

В желудках современных кашалотов встречаются скопления челюстей кальмаров численностью до нескольких сот экземпляров (Clarke, 1986), что говорит о том, что в современных морских биотах во взаимоотношениях «хищник-жертва» между головоногими и крупными позвоночными кальмары заняли место аммоноидей, а кашалоты - плезиозавров.

ЛИТЕРАТУРА

- Дагис А.С., Дагис А.А. Морфология и функциональное значение анаптихов // Палеонтол. журн. 1975. № 2. С. 55-68.
- Догужаева Л.А., Мутвей Х. Радула, аптихи и контраптихи у мелового аммонита *Aconeceras* (Mollusca, Cephalopoda) // Докл. АН. 1990. Т.313. № 1. С.192-195.
- Захаров Ю.Д. Новая находка челюстного аппарата аммоноидей // Палеонтол. журн. 1974. № 4. С.127-129.
- Иванов Д.Л., Старобогатов Я.И. Радула в классе головоногих моллюсков (Cephalopoda) // Эволюционная морфология моллюсков. М.: Изд-во МГУ, 1990. С.142-149.

- Несис К.Н. Краткий определитель головоногих моллюсков Мирового океана. М.-Л.: Легкая и пищевая промышленность, 1982. 358 с.
- Руженцев В.Е. Верхнекаменноугольные аммониты Урала. М.: Изд-во АН СССР, 1950. 220 с.
- Aldrich M. M., Barber V. C., Emerson C. J. Scanning electron microscopical studies of some cephalopod radulae // Canadian J. Zool. 1971. V.49. P.1589-1594.
- Bandel K. Operculum and buccal mass of ammonites // Cephalopods - Present and Past. Stuttgart: Schweizerbart, 1988. P.653-676.
- Bidder A.M. Use of the tentacles, swimming and buoyancy control in the pearly *Nautilus* // Nature. 1962. V.196. № 4853. P.451-454.
- Bogoslovskaya M.F., Leonova T.B., Shkolin A.A. The Carboniferous-Permian boundary and ammonoids from the Aidaralash section, Southern Urals // J. Paleontol. 1995. V.69. № 2. P.288-301.
- Clarke M.R. Cephalopoda collected on the Sond cruise // J. mar. biol. Ass. U. K.1969. V.49. № 4. P.961-976.
- Clarke M.R. A handbook for the identification of cephalopod beaks. Oxford: Clarendon Press, 1986. 273 p.
- Closs D. Goniatiten mit Radula und Kieferapparat in der Itarar-Formation in Uruguay // Paläontol. Zeitschr. 1967. Bd.41. № 1-2. S.19-37.
- Closs D., Gordon M. An Upper Paleozoic goniatite radula // Escuela Geol. Porto Alegre. Notas Estud. 1966. T.1. № 2. P.73-75
- Denton E.J., Gilpin-Brown J.B. The effect of the light on the buoyancy of the cuttlefish // J. mar. biol. Ass. U. K. 1961. V.41. P.343-350.
- Doguzhaeva L., Mapes R.H., Mutvei H. Beaks and radulae of Early Carboniferous goniatites // Lethaia. 1997. V.30. № 4. P.305-313.
- Doguzhaeva L., Mutvei H. Radula of the Early Cretaceous ammonite *Aconeceras* (Mollusca: Cephalopoda) // Palaeontographica Abt.A. 1992. Bd.223. Lfg.4-6. S.167-177.
- Doguzhaeva L., Mutvei H. Shell ultrastructure, muscle-scars, and buccal apparatus in ammonoids // Geobios. 1993. Mem. Spec. № 15. P.111-120.
- Doguzhaeva L. A., Mutvei H. Attachment of the body to the shell in ammonoids // Ammonoid Paleobiology. N.-Y.; L., 1996. P.44-63.
- Jager M., Fraaye R. The diet of the Early Toarcian ammonite *Harpoceras falciferum* // Palaeontology. 1997. V.40. Pt. 2. P.557-574.
- Lehmann U. Ammoniten mit Kieferapparat und Radula aus Lias-Geschieben // Paläontol. Zeitschr. 1967. Bd.41. № 1-2. S.38-45.
- Lehmann U. Jaws, radula and crop of *Arnioceras* (Ammonoidea) // Palaeontology. 1971. V.14. Pt.2. P.338-341.
- Lehmann U. The jaws and radula of the Jurassic ammonite *Dactylioceras* // Palaeontology. 1979. V.22. Pt.1. P.265-271.
- Lehmann U. Ammonite jaw apparatus and soft parts / Ammonoidea. L.: Acad. Press, 1981. P.275-287.
- Lehmann U., Weitschat W. Zur Anatomie und Ökologie von Ammoniten: Funde von Kropf und Kiemen // Paläontol. Z.1973.Bd.47.№ 1-2.S.69-76.
- Mangold-Wirz K. Biologie des cephalopodes benthiques et nectoniques de la Mer Catalane // Vie Milieu (Suppl.) 1963. № 13. P.1-285.
- Messenger J. B. Prey-capture and learning in the cuttle-fish *Sepia* // The biology of cephalopods. L.: Acad. Press, 1977. P.347-376.
- Michael R. Über Ammoniten-Brut mit Aptychen in der Wohnkammer von *Oppelia steraspis* // Zeitschrift Deutschen Geol. Gesellschaft. 1894. Bd.46. S.697-702.
- Morton N., Nixon M. Size and function of ammonite aptychi in comparison with buccal masses of modern cephalopods // Lethaia. 1987. V.20. № 3. P.231-238.
- Nixon M. Hole-boring by *Octopus vulgaris* Cuvier in the Mediterranean // Europ. Malacol. Congr. UME. Amsterdam, 1977. № 6. P.9.
- Nixon M. The buccal mass of fossil and recent Cephalopoda // The Mollusca: Paleontology and Neontology of Cephalopods. San Diego: Acad. Press, 1988 a. V.12. P.103-122.
- Nixon M. The feeding mechanisms and diets of cephalopods - living and fossils // Cephalopods - Present and Past. Stuttgart: Schweizerbart, 1988 b. P.641-652.
- Nixon M. Morphology of the jaws and radula in ammonoids // Ammonoid Paleobiology. N. Y.: Plenum, 1996. P.23-42.
- Nixon M., Dilly P.N. Suckers surfaces and prey capture // The biology of cephalopods. L.: Acad. Press, 1977. P.447-511.
- Pickford G.E. The Vampyromorpha, leaving-fossil Cephalopoda // Trans. N.Y. Acad. Sci. 1940. № 2 (2). P.169-181.
- Pickford G. E. *Vampiroteuthis infernalis* Chun, an archaic dibranchiate cephalopod. 2. External anatomy // Dana Rep. 1949. № 82. P.1-132.
- Riegraf W., Werner G., Lorcher F. Der Posidonienschiefer. Biostratigraphie, Fauna und Fazies des südwestdeutschen Untertorarciums (Lias epsilon). Stuttgart: Enke, 1984. 195 S.
- Sato T., Tanabe K. Cretaceous plesiosaurs ate ammonites // Nature. 1998. V.394. № 6694. P.629-630.
- Saunders W.B., Richardson E.S. Middle Pennsylvanian (Desmoinesean) Cephalopoda of the Mazon Creek fauna, north-eastern Illinois // Mazon Creek fossils. N.Y.: Acad. Press, 1979. P.333-359.
- Solem A., Roper C. A. Structures of recent cephalopod radulae // Veliger. 1975. V.18. P.127-133.
- Strickland H. On certain calcareo-corneous bodies found in the outer chambers of ammonites // Proc. Geol. Soc. London. 1844. V.4. Pt.2. P.449-452.
- Tanabe K., Mapes R. Jaws and radula of the Carboniferous ammonoid *Cravenoceras* // J. Paleontol. 1995. V.69. № 4. P.703-707.
- Young J.Z. Brain, behaviour and evolution of cephalopods // Zool. Soc. London Symp. N.Y.: Acad. Press, 1977. V.38. P.377-434.
- Zeiss A. Weichteile ectocochleater paläozoischer Cephalopoden in Röntgenaufnahmen und ihre paläontologische Bedeutung // Paläontol. Zeitschr. 1969. Bd.43. H.1-2. S.13-27.

ФОТОТАБЛИЦЫ И ОБЪЯСНЕНИЯ К НИМ

Таблица I

Фиг. 1. Нижняя и верхняя челюсти в жилой камере *Prothalassoceras* sp.; экз.№ 3871/201: 1а - спереди и сбоку, слева вверху контур жилой камеры (x 3); 1б - сбоку, крыло нижней челюсти высокое (x 3); 1в - передний отдел челюсти, увел. деталь 1а (x 6); 1г - обызвествленный ростр нижней челюсти и околоростральная часть верхней челюсти, увел. деталь 1а (x 10); 1д - наружная поверхность нижней челюсти, между кольцами роста видны мелкие округлые углубления, вероятно, служившие местами прикрепления челюстных мышц (x 10); р. Айдаралаш; оренбургский ярус.

Фиг. 2. Верхняя? челюсть неизвестного гониатита; обнажено крыло, переходящее в гребень, и ростр (x 3. 5); экз.№ 3871/210; местонахождение и возраст те же.

Фиг. 3. Верхняя челюсть неизвестного гониатита, вид на гребень и крыло (x 20); экз.№ 3871/211; местонахождение и возраст те же.

Фиг. 4. Нижняя челюсть неизвестного гониатита (челюсть раздавлена вдоль капюшона на две половинки), наружная поверхность; вверху - передний отдел, внизу - задний, с выемкой посередине (x 6); экз.№ 3871/209; местонахождение и возраст те же.

Фиг. 5. *Prothalassoceras bashkircum* Ruzh., экз.№ 320/1561 (оригинал к монографии Руженцева, 1950); задняя часть нижней челюсти в задней части жилой камеры (большая часть жилой камеры разрушена) (x 3); к северо-западу от пос. Ильинский; оренбургский ярус.

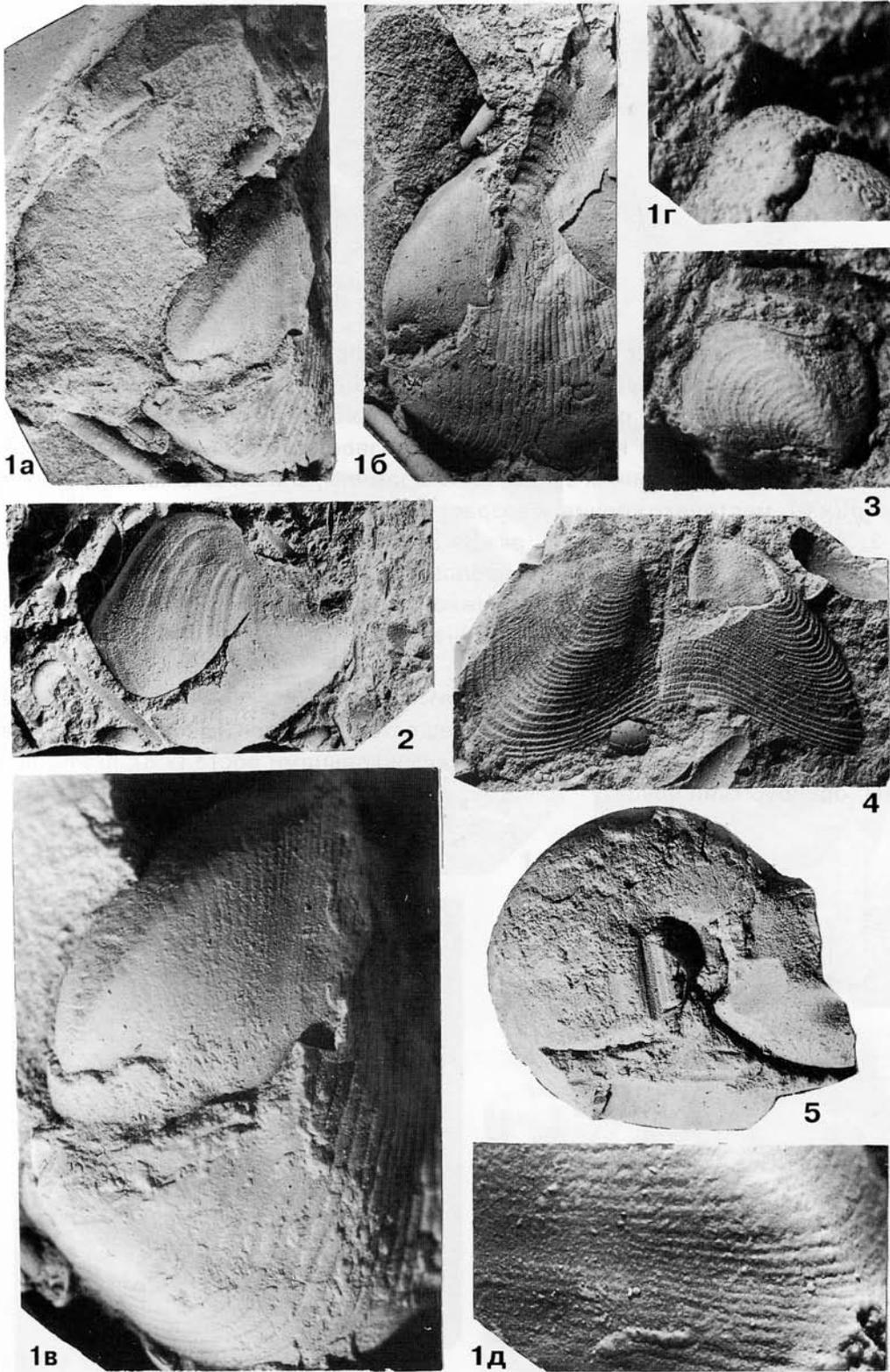


Таблица II

Фиг. 1. Челюсть неизвестного гониатита в образце, содержащем ювенильные раковинки бактрита (слева вверху) и аммоноидей: 1а - общий вид (бар 1мм); 1б - увел. деталь 1а (бар 0.3 мм); экз.№ 3871/212; р. Айдаралаш; оренбургский ярус.

Фиг. 2. Продольный скол нижней челюсти неизвестного гониатита, экз.№ 3871/213; 2а - обнажены наружная и внутренняя органические ламины, слагающие челюсть; 2б - хорошо выражен ростр (x 6); местонахождение и возраст те же.

Фиг. 3. *Aristoceras chkalovi* Ruzh., экз.№ 3871/204, поперечное сечение челюстного аппарата в жилой камере; верхняя челюсть, представленная фрагментом органических наружной и внутренней ламин, находится внутри нижней челюсти, у которой хорошо сохранилась органическая наружная ламина и короткий участок внутренней (x 8); пос. Никольский; оренбургский ярус.

Фиг. 4. Нижняя челюсть неизвестного гониатита с хорошо сохранившимся заостренным ростром, несущим следы черного органического вещества; капюшон имеет неглубокую заднюю выемку; крылья орнаментированы концентрическими кольцами роста (x 8); экз.№ 3871/214; р. Айдаралаш; оренбургский ярус.

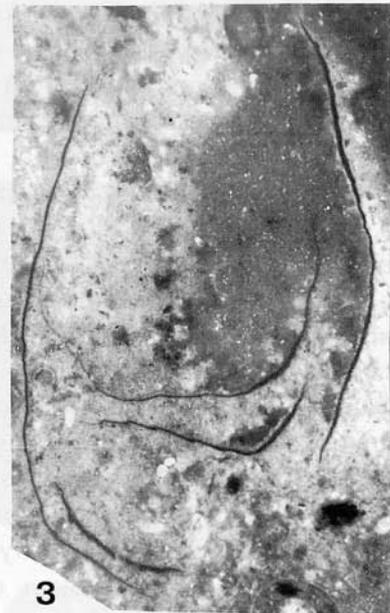
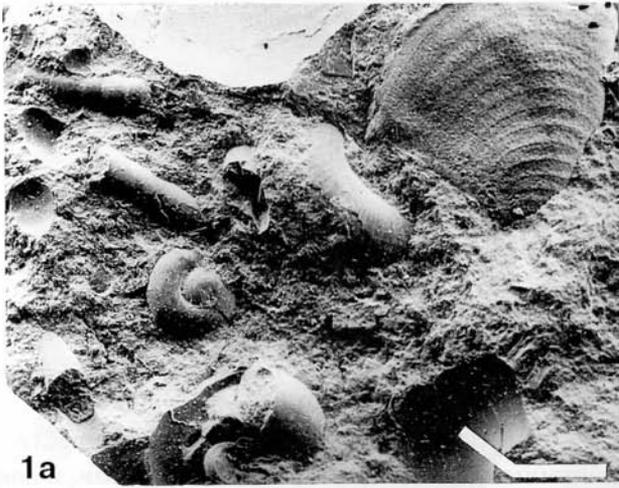


Таблица III

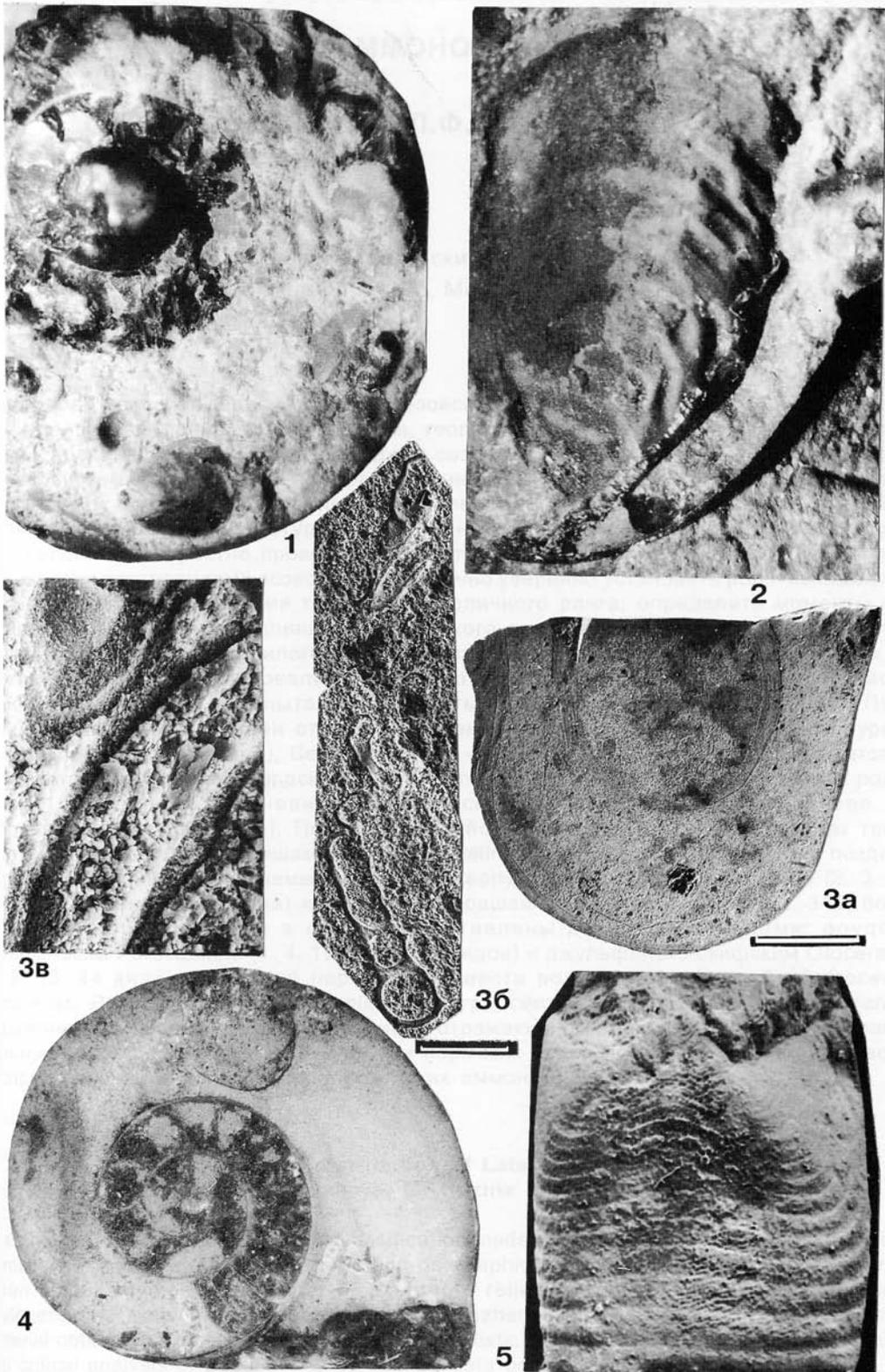
Фиг. 1. *Gleboceras* sp. juv.; экз.№ 3871/203, верхняя челюсть в жилой камере (нижняя часть снимка), третий оборот (x 9); пос. Ильинский; оренбургский ярус.

Фиг. 2. *Uddenites* sp., экз.№ 3871/208, продольный скол нижней челюсти (x 6); обнажены поверхность крыла, орнаментированная концентрическими складками, и длинные наружная и внутренняя ламины, разделенные интервалом, который сужается при приближении к роstrу (внизу слева); местонахождение и возраст те же.

Фиг. 3. *Aristoceras* sp. juv.; экз.№ 3871/206: 3а - поперечное сечение жилой камеры и находящихся в ней нижней и верхней челюстей и радулы (бар 1 мм); 3б - фрагмент радулы, слева направо: крупное круглое основание центрального зуба, за ним меньшего диаметра сечение первого латерального зуба, затем длинное овальное сечение основания второго латерального зуба, далее мелкое овальное основание маргинального зуба и изогнутая зубная пластинка; на небольшом расстоянии справа видны клыкообразный срез маргинального зуба и маргинальная зубная пластинка следующего ряда (бар 0. 1 мм); 3в - обызвествленная зернистая стенка полых зубов радулы (бар 0. 01 мм); пос. Никольский; оренбургский ярус.

Фиг. 4. *Aristoceras* sp. juv.; экз.№ 3871/205, парамедиальное сечение раковины; в жилой камере, занимающей третий оборот, находится челюсть; сечение прошло через передний отдел нижней челюсти; видны наружная и внутренняя органические ламины, образующие стенку и сливающиеся друг с другом у роstrа (x 17); местонахождение и возраст те же.

Фиг. 5. Нижняя челюсть неизвестного гониатита, обнаженная с наружной поверхности капюшона и примыкающих частей крыльев; сохранился короткий роstr треугольных очертаний; кольца роста слегка изогнуты вперед вблизи роstrа и далее почти прямые; экз.№ 3871/215 (x15); р. Айдаралаш; оренбургский ярус.



КЛАССИФИКАЦИЯ И РАСПРОСТРАНЕНИЕ ПОЗДНЕПАЛЕОЗОЙСКИХ АММОНОИДЕЙ

М.Ф.Богословская, Л.Ф.Кузина, Т.Б.Леонова

Палеонтологический институт РАН
Профсоюзная ул., 123, Москва, 117868, Россия

Предложена классификация позднепалеозойских аммоноидей на уровне родов, для которых приведены данные о числе видов, геологическом и географическом распространении в пределах крупных регионов. При ее создании авторы опирались на теоретические основы систематики и филогении, разработанные В.Е.Руженцевым, используя большой фактический материал, полученный в последние годы. Собственные наблюдения и критический анализ литературы с уточненными данными стратиграфического распространения и корректно проведенными онтогенетическими исследованиями, филогенетическими построениями позволили достаточно уверенно установить родственные взаимоотношения между многими таксонами различного ранга, определить моменты становления и главные направления исторического развития большинства крупных групп, составить новые для них филогенетические схемы. На основе обобщения всех этих достижений авторы сформировали свое представление о развитии позднепалеозойских аммоноидей, которое и попытались отразить в предлагаемой классификации. Позднепалеозойские аммоноидеи отнесены к трем отрядам: Prolecanitida (ранний турне - скиф), Goniatitida (палеозой), Ceratitida (роуд - рэт). Пролеканитиды подразделяются на два подотряда: турнейско-вордский Prolecanitina (1 надсемейство, 2 семейства, 12 родов, около 110 видов) и поздневизейско-скифский Medlicottiina (2, 7, 41, около 210 позднепалеозойских видов). Позднепалеозойские гониатитиды представлены тремя подотрядами: живецско-дорашамским Tornoceratina (2, 4, 9, около 150 видов из позднего палеозоя), условно принимаемым фаменско-серпуховским Praeglyphioceratina (2, 3, 9 и 12 видов из раннего карбона) и турнейско-дорашамским Goniatitina (18, 62, 342, более 1850 видов). Цератитиды в перми представлены двумя подотрядами: роудско-дорашамским Paracelatitina (1, 4, 18, около 80 видов) и джюльфинско-скифским Otoceratina (1, 2, 13, 44 вида из поздней перми). Для шести родов (*Gleboceras*, *Eupleuroceras*, *Kurdiceras*, *Pennoceras*, *Prehoffmannia*, *Yinoceras*) систематическое положение осталось невыясненным. Составлены две таблицы, отражающие взгляды авторов на межрегиональную корреляцию каменноугольных и пермских отложений и на стратиграфическое распространение родов позднепалеозойских аммоноидей.

Classification and distribution of Late Paleozoic ammonoids M.F.Bogoslovskaya, L.F.Kuzina and T.B.Leonova

Abstract. Late Paleozoic ammonoid classification made down to the generic level is presented. Number of species, stratigraphic range and geographic distribution are given for each genus. When compiling the classification, the authors relied upon the theoretical principles of phylogeny and systematics elaborated by V.E.Ruzhencev, and have used the large factual material obtained in recent years by many specialists. Researches of the authors themselves and critical analysis of publications containing data on onto-phylogenetic investigations, and those on the precision of ammonoid genera ranges allowed to reconstruct relationships among taxa of various rank, to determine the moments of appearance of new features and the main evolutionary trends of most major ammonoid groups and to compile new phylogenetic schemes. On the basis of these achievements in ammonoid investigation, the authors have formed their own notion about the evolution of Late Paleozoic ammonoids, which is reflected in the presented classification. Late Paleozoic ammonoids are assigned to three orders: Prolecanitida (Early Tournaisian - Scythian), Goniatitida (Paleozoic) and Ceratitida (Roadian-Rhaetian).

Prolecanitids are subdivided into two suborders: Tournaisian-Wordian Prolecanitina (1 superfamily, 2 families, 12 genera and about 110 species) and Late Visean-Scythian Medicottiina (2, 7, 41 and about 210 Late Paleozoic species). Late Paleozoic goniatitids are represented by three suborders: Givetian-Dorashamian Tornoceratina (2, 4, 9, about 150 species from the Late Paleozoic), by provisionally accepted Famennian-Serpukhovian Praeglyphioceratina (2, 3, 9 and 12 species from the Early Carboniferous), and Tournaisian-Dorashamian Goniatitina (18, 62, 342 and more than 1850 species). Ceratitids are represented in the Permian by two suborders: Roadian-Dorashamian Paraceltitina (1, 4, 18 and about 80 species), and Dzhulfian-Scythian Otoceratina (1, 2, 13 and 44 species from the Late Permian). Taxonomic position of six genera remains unclear (*Gleboceras*, *Eupleuroceras*, *Kurdiceras*, *Pennoceras*, *Prehoffmannia*, *Yinoceras*). Two tables are compiled, which reflect authors' views on the interregional correlation of Carboniferous and Permian deposits, and on the stratigraphic ranges of Late Paleozoic ammonoid genera.

За полуторавековую историю изучения позднепалеозойских аммоноидей было предложено немало вариантов их классификации. К середине нынешнего столетия большинство специалистов твердо определились в необходимости создания системы, основанной на онто-филогенетических исследованиях. В нашей стране такие исследования, ставшие классическими, впервые были проведены А.П.Карпинским (1890, 1896). В дальнейшем онто-филогенетический метод был развит и применен В.Е.Руженцевым (1940а, 1960а). В настоящее время он используется практически всеми отечественными и зарубежными исследователями.

Первые достаточно аргументированные филогенетические классификации каменноугольных и пермских аммоноидей разработали А.К.Миллер и В.М.Ферниш (Miller, Furnish, 1954) и В.Е.Руженцев (1957). Обе были приняты крупнейшими палеонтологическими справочниками, соответственно американским «*Treatise on invertebrate paleontology*» (1957) и русскими «*Основами палеонтологии*» (1962). Это обстоятельство во многом определило их всеобщую известность и широкое использование в повседневной практической работе. Классификация В.Е.Руженцева была более детальной и, по нашим представлениям, более обоснованной, что обусловило наиболее частое обращение к ней. Некоторые исследователи придерживаются ее и в наше время. Однако уже в 70-е годы обе классификации во многом потеряли свою актуальность, и стала очевидной необходимость внесения в них существенных изменений и дополнений.

Появление огромного нового фактического материала, полученного благодаря

активным исследовательским работам, начавшимся вскоре после опубликования названных выше справочников, не только значительно расширило представления о таксономическом составе позднепалеозойских аммоноидей, но и показало ошибочность некоторых ранее высказанных точек зрения на их развитие и родственные связи между многими таксонами.

В 50 - 70-е годы интенсивно изучались аммоноидеи из карбона Западной Европы (Hodson, 1954, 1957; Kullmann, 1961, 1962, 1963; Bouckaert, Higgins, 1964; Weyer, 1965, 1972a,b; и др.), Северной Африки (Pareyn, 1961; Manger, Pareyn, 1979), Донбасса, Урала и Средней Азии (Попов, 1965, 1968, 1979; Руженцев, Богословская, 1971б, 1978; Кузина, 1971, 1973, 1974; Питинова, 1974; и др.), Северной Америки (Gordon, 1957, 1964; Unklesbay, 1962; McCaleb, 1963, 1968; Saunders, 1971, 1973; Nassichuk, 1975; и др.). Описывались и пермские аммоноидеи (Павлов, 1967, 1972; Miller *et al.*, 1957; Nassichuk *et al.*, 1965; Nassichuk, 1977; и др.).

Новый материал в большей своей части был не только хорошо описан, но также и надежно стратиграфически привязан. Поэтому он давал возможность более уверенно определять начала многих филогенетических ветвей, уточнять закономерности в их развитии и более обоснованно восстанавливать общую историю развития аммоноидей, совершенствовать ее классификацию.

Важным вкладом в разработку общей новой системы позднепалеозойских аммоноидей на данном этапе была монография В.Е.Руженцева и М.Ф.Богословской (1978), в которой авторы предложили существенно измененную классификацию самого много-таксонного и широко распространенного каменноугольно-пермского подотряда *Gonia-*

titina. Эта классификация, основанная на большом и тщательно проработанном авторами фактическом материале и анализе литературных данных, во многих своих разделах остается наиболее стабильной по сей день, особенно в части серпуховско-гжельских гониатитин. Что касается турнейско-визейских и пермских гониатитин, то их классификации со временем претерпели значительные изменения.

Нам представляется, что предложенная подробная классификация подотряда *Goniatitina* в немалой степени способствовала активизации работ по разработке новых филогенетических схем и системы всех каменноугольных (Kullmann, 1981) и пермских (Glenister, Furnish, 1981) аммоноидей.

В 80-90-е годы был опубликован ряд монографий и статей, посвященных древнейшим каменноугольным аммоноидеям, особенно хорошо представленным в Центральной Европе (Bartzsch, Weyer, 1987; Becker, 1993 a,b; Korn, 1994) и в Китае (Ruan, 1981 a). Были монографически обработаны среднеиндранские и более молодые аммоноидеи карбона (Кузина, 1980; Ruan, 1981 b; Korn, 1988b; Liang, Wang, 1991; Riley, 1996 a,b). В этот же период появились публикации с описанием аммоноидных комплексов из неизвестных прежде местонахождений и регионов или из интервалов нижнего карбона, ранее не охарактеризованных аммоноидеями (Попов, Кузина, 1997; Campbell *et al.*, 1983; Gordon, 1986; Korn, 1997). В ряде статей уточняется стратиграфическое распространение, предлагается аммоноидная зональность для некоторых интервалов или для всего нижнего карбона (Riley, 1990 a,b; Kullmann *et al.*, 1990; Korn, 1996).

Монографически были обработаны и большие коллекции пермских аммоноидей Северо-Востока (Андрианов, 1985 и др.), Памира и Дарваза (Руженцев, 1978; Богословская, 1978; Леонова, Дмитриев, 1989; Левен и др. 1992 и др.), Китая (Zhao, Zheng, 1977; Zhao *et al.*, 1978; Liang, 1981, 1982; Sheng, 1988; Zhou, 1985; и др.) и других регионов (Nassichuk, 1970, 1977; Frest *et al.*, 1981; Glenister, Furnish, 1987, 1988b; и др.).

В некоторых перечисленных работах и в других этого же периода наряду с описанием новых и переописанием ранее установленных таксонов предлагались класси-

фикации для таксонов разного ранга. Так, немецкими авторами, отмеченными выше, была предложена подробная классификация торноцератин, которая принята в данной статье. Большое внимание уделялось реконструкциям филогенетических схем отдельных надсемейств и семейств, уточнялся их родовой и видовой состав, стратиграфическое распространение, подтверждались или корректировались предложенные для них ранее классификации (Богословская, 1985, 1990; Богословская, Павлова, 1988; Леонова, Богословская, 1990; Леонова, Дмитриев, 1989; Spinosa *et al.*, 1975; Frest *et al.*, 1981; Mikesh *et al.*, 1988; Glenister, Furnish, 1988 a, b; Zhou, 1979; Boardman *et al.*, 1994; и др.).

Итогом исследовательских работ 60-90 годов являются две недавно опубликованные классификации позднепалеозойских аммоноидей, одна из которых дана на уровне семейств (Becker, Kullmann, 1996), другая, ограниченная пермскими аммоноидеями, на уровне родов (Zhou *et al.*, 1996). Обе представляют, вероятно, части одной классификации, которая будет принята новым изданием «*Treatise on invertebrate paleontology*».

Отдавая должное последней классификации, мы не считаем, что она бесспорна во всех своих разделах, и это обстоятельство в какой то степени спровоцировало авторов настоящей статьи на то, чтобы поделиться своими представлениями на развитие аммоноидей в карбоне и перми, отразив их в предлагаемом ниже варианте классификации. Следует отметить, что ее отличия в некоторых разделах являются следствием не разницы использованного фактического материала, а неодинаковой оценки и интерпретации одних и тех же данных.

На протяжении многих лет каждый из авторов изучал позднепалеозойских аммоноидей в рамках определенного возрастного интервала (Кузина - раннего карбона, Богословская - среднего карбона-ранней перми, Леонова - перми), при этом немало внимания уделяя вопросам эволюции, систематики, стратиграфического распространения, основываясь прежде всего на результатах личных исследований и критического анализа литературных данных. Принадлежность к одной школе, созданной В.Е.Руженцевым, сделала нас убежденными сторонниками разработанных им теоретических основ систематики

и филогении, которым авторы следовали и в своей повседневной работе, и при разработке предлагаемой классификации. Бесспорно, она также не лишена недостатков и ошибок, обусловленных, как и у других авторов, в большой степени ограниченностью фактического материала и неполнотой или отсутствием онтогенетических данных для некоторых групп.

Недостаток корректных онтогенетических исследований особенно чувствовался при разработке классификации раннекаменноугольных аммоноидей, прежде всего давно известных аберрантных групп, характеризующихся трехраздельной вентральной лопастью. Одну из таких групп, состоящую из двух позднедевонских родов (*Praeglyphioceras*, *Lagowites*) семейства *Praeglyphioceratinae* и монотипичного турнейского семейства *Karagandoceratidae*, В.Е.Руженцев (1957) объединил в выделенный им подотряд *Praeglyphioceratina* отряда *Goniatitida*, отметив условность такого объединения и необходимость онто-филогенетических исследований для подтверждения такого объединения. Позже род *Karagandoceras*, долгое время считавшийся эндемичным, был найден на трех континентах - в Северной Америке (Manger, 1971), Австралии (Campbell et al., 1983) и, возможно, в Центральной Европе (Bartzsch, Weyer, 1988), что значительно расширило объем этой группы. Принадлежность ее к гониатитидам никогда не оспаривалась, но в последнее время ее стали связывать непосредственно с раннекаменноугольными торноцератинами. К.Бартш и Д.Вайер (Bartzsch, Weyer, 1988) отнесли род *Karagandoceras* к подсемейству *Karagandoceratinae* семейства *Prionoceratidae*, а Ю.Кульман (Kullmann, 1981) рассматривает его как *Karagandocerataceae* в подотряде *Tornoceratina*.

Другую группу с трехраздельной вентральной лопастью и иными особенностями перегородки (*Prodromitidae*) рассматривали либо как реликтовые формы девонских гефуроцератид отряда *Anarcestida* (Руженцев, 1957, 1960; Руженцев, Богословская, 1978; и др.), либо относили к отряду *Prolecanitida* (Miller, Collinson, 1951; Weyer, 1972 a; Furnish, Manger, 1973; Wang, 1981; Work et al., 1988). В последние два десятилетия выяснилось, что данная группа более многочисленна по составу и имеет более широкое географическое распространение. В раннем

карбоне были выделены новые роды с трехраздельной вентральной лопастью (Руженцев, 1975; Ruan, 1981 a; Wang, 1981; Work et al., 1988; Кузина, в печати). К этой же группе, возможно, относятся некоторые новые роды, описанные в открытой номенклатуре на основе юных раковин (Schindewolf, 1959; Matthews, 1970). Относительно систематической принадлежности всех этих форм также существовали различные точки зрения. Б.Сондерс и Д.Уорк (Saunders, Work, 1997) в своих исследованиях пролеканитид не рассматривают их в составе данного отряда. Возможно, эта группа действительно происходит от торноцератин, но имеет ли она общего предка среди последних или состоит из отдельных недолговечных ветвей, возникших в результате итеративной эволюции, покажут дальнейшие исследования. Объединять ее с торноцератинами нам представляется некорректным, поскольку она характеризуется иным типом развития лопастной линии и, возможно, должна быть обособлена в ранге нового подотряда в отряде *Goniatitida*. В настоящее время мы условно относим ее к выделенному ранее подотряду *Praeglyphioceratina*.

В предлагаемой классификации мы рассматриваем аммоноидей как подкласс (Teichert, Moore, 1964) и в разделении его на отряды и подотряды следуем за М.Ф.Богословской и др. (1990). Все позднепалеозойские аммоноидеи отнесены к трем отрядам, семи подотрядам, 27 надсемействам, 85 семействам и 475 родам. Для родов указаны число видов (в скобках), геологическое распространение (индексами) и крупные регионы их распространения. Последние даны в аббревиатуре: **ЕЗ** - Англия, Бельгия, Франция, Испания, Португалия, **ЕЦ** - Польша, Германия, Чехия, Словакия, **ЕВ** - Украина, Белоруссия, Западная Россия, **У** - Урал, Пай-Хой, Новая Земля, **СВ** - п-ов Таймыр, о.Врангеля, Камчатка, Северо-Восток России, Приморье, **АФ** - Северная Африка, Оман, **ТЗ** - Сицилия, Крым, Северный Кавказ, **АЦ** - Памир, Дарваз, Афганистан, Курдистан, Пакистан, Иран, Ирак, Закавказье, **АС** - Казахстан, Узбекистан, Киргизия, **КС** - Монголия, Северный Китай, Северная Индия, **КЮ** - Южный Китай, Япония, о.Тимор, о.Мадагаскар, Таиланд, **СА** - Северная Америка, **КА** - Канада, Британская Колумбия, Аляска, Гренландия, **АВ** - Австралия, **ЮА** - Южная Америка.

Поскольку к настоящему времени для верхнего палеозоя нет утвержденных глобальных стратиграфических схем и общепринятых корреляций, статью сопровождают две таблицы, отражающие взгляды авторов на биостратиграфию карбона (табл. 1) и перми (табл. 2) и корреляцию используемых подразделений на основании аммоноидей.

Данные стратиграфического распространения аммоноидей сведены в две та-

блицы: для каменноугольных родов (табл. 3) и для пермских родов (табл. 4).

Библиография, кроме работ, на которые даны ссылки в тексте, включает работы авторов всех таксонов, принятых в классификации.

Разделы по раннекаменноугольным аммоноидеям подготовила Л.Ф.Кузина, по среднекаменноугольным-раннепермским - М.Ф.Богословская, по средне-позднепермским - Т.Б.Леонова.

Отряд Prolecanitida Miller et Furnish, 1954

Подотряд Prolecanitina Miller et Furnish, 1954

Надсемейство Prolecanitaceae Hyatt, 1884

Семейство Prolecanitidae Hyatt, 1884

Подсемейство Eocanitinae Weyer, 1972

Роды: *Eocanites* Librovitch, 1962 (> 20) — C_1Tn_{1-2} [E3, EЦ, АФ, КЮ, ЮА]

Becanites Korn, 1997 (5) — C_1Tn_2 [E3, EЦ, У, СА]

Подсемейство Protocanitinae Weyer, 1972

Роды: *Protocanites* H.Schmidt, 1922 (5) — C_1Tn_2 - C_1Tn_3 [E3, EЦ, АС, АФ, КЮ, КС, СА, КА, АВ]

Merocanites Schindewolf, 1922 (12) — C_1Tn_3 - C_1V_3 [E3, EЦ, У, АС, АФ, АЦ, СА, КА, АВ]

Cantabrianites Weyer, 1965 (3) — C_1V_3 [E3, АФ, КА, АВ]

Подсемейство Prolecanitinae Hyatt, 1884

Роды: *Prolecanites* Mojsisovics, 1882 (12) — C_1V_3 - C_1S_1 [E3, EЦ, ЕВ, У, СВ, АС, АФ, СА, ?КС, КЮ, АВ]

Michiganites Ruzhencev, 1962 (9) — C_1V_1 - C_1V_3 [E3, EЦ, У, АС, АФ, КС, СА]

Dombarocanites Ruzhencev, 1949 (4) — C_1V_3 - C_1S_1 [E3, EЦ, У, СА]

Семейство Daraelitidae Tchernow, 1907

Роды: *Daraelites* Gemmellaro, 1887 (6) — P_1Ar - P_2W [У, ТЗ, АЦ, КЮ, СА]

Epicanites Schindewolf, 1926 (> 20) — C_1V_3 - C_1S [E3, EЦ, У, СВ, АС, АФ, КС, КЮ, СА]

Eoboesites Ruzhencev et Bogoslovskaya, 1978 (3) — C_2B [У, АС]

Boesites Miller et Furnish, 1940 (11) — C_2M - P_1S [E3, У, АЦ, АС, КЮ, СА, КА]

Подотряд Medicottiina Zakharov, 1984

Надсемейство Pronoritaceae Frech, 1901

Семейство Pronoritidae Frech, 1901

Роды: *Pronorites* Mojsisovics, 1882 (7) — C_1V_3 [E3, EЦ, У, АФ, СА]

Katacanites Kullmann, 1963 (1) — C_1V_3 [E3]

Librovitchites Andrianov, 1985 (1) — C_1V_3 [СВ]

Megapronorites Ruzhencev, 1949 (2) — C_1V_3 - C_1S [EЦ, У, АС]

Uralopronorites Librovitch in Ruzhencev, 1949 (1) — C_1S_1 [EЦ, У, АС]

Sinopronorites Ruan, 1981 (1) — C_1S_2 [КЮ]

Stenopronorites Schindewolf, 1934 (12) — C_1S - C_2M [E3, EЦ, У, СВ, АС, АФ, КС, КЮ, СА, КА]

Pseudopronorites Nassichuk, 1975 (4) — C_1B_2 - C_2M [У, КЮ, СА, КА]

Metapronorites Librovitch, 1938 (9) — C_2M - P_1Ar [ЕВ, У, СВ, АС, КЮ, СА, КА]

Neopronorites Ruzhencev, 1936 (15) — C_3Gz - P_1Kg [У, СВ, АЦ, СА]

- Sakmarites* Ruzhencev, 1936 (6) — P₁A - P₁Kg [Y, KЮ]
Parapronorites Gemmellaro, 1887 (5) — P₁S - P₂W [TЗ, АЦ, КЮ, АФ]
- Семейство Shikhanitidae Ruzhencev, 1951
Род *Shikhanites* Ruzhencev, 1938 (1) — P₁A [Y]
- Надсемейство Medicottiaceae Karpinsky, 1889
Семейство Uddenitidae Miller et Furnish, 1940
Роды: *Prouddenites* Miller, 1930 (6) — C₃K - C₃Gz [Y, AC, CA]
Uddenites Böse, 1919 (8) — C₃K - C₃Gz [Y, AC, CA]
Uddenoceras Miller et Furnish, 1954 (4) — C₃K - C₃Gz [Y, AC, CA]
Daixites Ruzhencev, 1941 (6) — C₃K - P₁S [Y, AC, CA]
Neouddenites Ruzhencev, 1961 (3) — P₁Kg [CB, KC, KA]
- Семейство Propinacoceratidae Plummer et Scott, 1937
Подсемейство Propinacoceratinae Plummer et Scott, 1937
Роды: *Propinacoceras* Gemmellaro, 1887 (17) — P₁S - P₂C [Y, АЦ, KC, TЗ, CA, АФ, KA]
Akmitteria Ruzhencev, 1940 (5) — P₁S - P₁Kg [KЮ, CA]
Bamyaniceras Termier et Termier, 1970 (15) — P₁Ar - P₂R [АЦ, КЮ, CA, AB]
Difuntites Glenister et Furnish, 1988 (2) — P₂C - P₃Dz [CB, CA]
- Подсемейство Artioceratinae Leonova, 1989
Роды: *Artioceras* Ruzhencev, 1947 (1) — P₁Ar [Y]
Artioceratoides Leonova, 1985 (2) — P₁Ar - P₁Kg [АЦ]
- Семейство Medicottiidae Karpinsky, 1889
Подсемейство Medicottiinae Karpinsky, 1889
Роды: *Medlicottia* Waagen, 1880 (18) — P₁S - P₂W [EЗ, Y, TЗ, АЦ, KC, CA, KA]
Artinskia Karpinsky, 1926 (6) — C₃Gz - P₁Kg [Y, АЦ, ?CA]
Paramedlicottia Leonova, 1992 (1) — P₁Ar [АЦ]
Eumedlicottia Spath, 1934 (8) — P₁Kg - P₃Dz [TЗ, АЦ, КЮ, АФ, CA, KA]
Syrdenites Nassichuk, Furnish et Glenister, 1965 (2) — P₃Dz [АЦ, Ю]
Neogeoceras Ruzhencev, 1947 (9) — P₂R - P₃DZ [Y, CB, TЗ, АЦ, KC, КЮ, CA, KA]
- Подсемейство Sicanitidae Noetling, 1904
Роды: *Sicanites* Gemmellaro, 1887 (4) — P₁Kg - P₂W [EЗ, TЗ, АЦ, ?КЮ, АФ]
Synartinskia Ruzhencev, 1939 (3) — P₁S - P₁Ar [Y, АЦ]
Aktubinskia Ruzhencev, 1947 (1) — P₁Ar [Y]
Prosicanites Toumanskaya, 1937 (3) — P₁Ar [АЦ]
Vanartinskia Ruzhencev, 1978 (1) — P₁A - P₁S [АЦ]
Parasicanites Leonova, 1985 (3) — P₁Ar - P₂R [АЦ, KA]
- Подсемейство Miklukhoceratinae Leonova, 1989
Род *Miklukhoceras* Pavlov, 1967 (5) — P₁S - P₁Kg [АЦ, КЮ]
- Семейство Darvasiceratidae Leonova, 1990
Род *Darvasiceras* Leonova, 1990 (1) — P₁Ar [АЦ]
- Семейство Sundaitidae Ruzhencev, 1957
Род *Sundaites* Haniel, 1915 (1) — P₃Dz [КЮ]
- Семейство Episageceratidae Ruzhencev, 1956
Роды: *Episageceras* Noetling, 1904 (4) — P₃Dz - T₁Sc [CB, АЦ, КЮ, CA]
Nodosageceras Ruzhencev, 1956 (1) — P₃Dz [КЮ]

Отряд Goniatitida Hyatt, 1884

- Подотряд Tornoceratina Wedekind, 1918
Надсемейство Prionocerataceae Hyatt, 1884
Семейство Prionoceratidae Hyatt, 1884
Подсемейство Prionoceratinae Hyatt, 1884
Роды: *Mimitoceras* Korn, 1988 (> 10) — D₃ - C₁Tn₁₋₂ [EЦ, AC, ?CA]
Globimitoceras Korn, 1993 (2) — C₁Tn₁₋₂ [EЦ, КЮ]
Paragattendorfia Schindewolf, 1924 (5) — C₁Tn₁₋₂ [EЦ, AC, КЮ]

- Подсемейство Acutimitoceratinae Korn, 1994
 Роды: *Acutimitoceras* Livrovitch, 1957 (> 20) — $D_3 - C_1Tn_{1,2}$ [ЕЦ, У, АС, КЮ, СА]
Nicimitoceras Korn, 1993 (8) — $D_3 - C_1Tn_{1,2}$ [ЕЦ, АС, КЮ]
Costimitoceras Vöhringer, 1960 (2) — $C_1Tn_{1,2}$ [ЕЦ, КЮ]
- Подсемейство Imitoceratinae Ruzhencev, 1950
 Роды: *Imitoceras* Schindewolf, 1923 (>10) — $C_1Tn_1 - C_1Tn_3$ [ЕЗ, ЕЦ, ЕВ, У, АФ, АС, КС, КЮ, СА]
?Cunitoceras Weyer, 1972 (1) — $?C_1Tn_2$ [СА]
Irinoceras Ruzhencev, 1947 (9) — $C_1Tn_3 - C_1S$ [ЕЗ, ЕЦ, У, АС, АФ, СА, КС, КЮ, КА, АВ]
- ?Подсемейство Voehringeritinae Bartsch et Weyer, 1988
 Род: *Voehringerites* Manger, 1971 (1) — $C_1Tn_{1,2}$ [ЕЦ]
- Семейство Gattendorfiidae Barztsch et Weyer, 1987
 Подсемейство Gattendorfiinae Bartsch et Weyer, 1987
 Роды: *Gattendorfia* Schindewolf, 1920 (16) — $C_1Tn_1 - C_1Tn_3$ [ЕЦ, У, АС, АФ, КС, КЮ, СА]
Gattenpleura Weyer, 1976 (2) — $C_1Tn_{1,2}$ [ЕЦ]
Kazakhstania Livrovitch, 1940 (5) — $C_1Tn_2 - C_1Tn_3$ [ЕЗ, АС, КС, КЮ, СА]
Zadelsdorfia Weyer, 1972 (6) — $C_1Tn_{1,2}$ [ЕЦ, АС, СА]
- Подсемейство Pseudarietinae Bartsch et Weyer, 1987
 Роды: *Pseudarietites* Frech, 1902 (6) — $C_1Tn_{1,2}$ [ЕЦ, КЮ, ? АВ]
Paprothites Bartsch et Weyer, 1987 (6) — $C_1Tn_{1,2}$ [ЕЦ, КЮ]
Paralytoceras Frech, 1902 (6) — $C_1Tn_{1,2}$ [ЕЦ, КЮ]
- Надсемейство Pseudohaloritaceae Ruzhencev, 1957
 Семейство Maximitidae Ruzhencev, 1960
 Род *Maximites* Miller et Furnish, 1957 (5) — $C_2M - C_3K$ [ЕВ, КС, КА]
- Семейство Pseudohaloritidae Ruzhencev, 1957
 Подсемейство Pseudohaloritinae Ruzhencev, 1957
 Роды: *Pseudohalorites* Yabe, 1928 (5) — $P_1Ar - P_1Kg$ [АФ, КЮ, СА]
Zhonglupuceras Zhou, 1985 (2) — P_1Kg [КЮ]
- Подсемейство Shouchangoceratinae Zhao et Zheng, 1977
 Роды: *Shouchangoceras* Zhao et Zheng, 1977 (5) — $P_2W - P_2C$ [КЮ, СА]
Neoganides Plummer et Scott, 1937 (6) — $C_3K - P_3Dr$ [АС, КЮ, СА]
Lianyuanoceras Zhou, 1985 (1) — P_2Kg [КЮ]
Aulacaganides Zhou, 1985 (1) — P_2Kg [КЮ]
Erinoceras Zhao et Zheng, 1977 (2) — P_2R [КЮ]
Shangraoceras Zhao et Zheng, 1977 (2) — P_2R [КЮ]
Sangzhites Zhao et Zheng, 1977 (2) — P_2RW [КЮ]
Sosioceras Frest, Glenister et Furnish, 1981 (1) — P_2W [ТЗ]
Elephantoceras Zhao et Zheng, 1977 (2) — $P_2R - P_2W$ [КЮ]
- Подсемейство Lanceoloboceratinae Zhao in Zhao et Zheng, 1977
 Роды: *Lanceoloboceras* Zhao in Zhao et Zheng, 1977 (3) — P_2RW [КЮ]
Shaoyangoceras Zhou, 1979 (1) — Kg [КЮ]
- Подотряд Praeglyphioceratina Ruzhencev, 1957
 Надсемейство Karagandocerataceae Livrovitch, 1957
 Семейство Karagandoceratidae Livrovitch, 1957
 Род *Karagandoceras* Livrovitch, 1940 (2) — $C_1Tn_2 - C_1Tn_3$ [АС, СА, АВ]
- Надсемейство Prodromitaceae Arthaber, 1911
 Семейство Prodromitidae Arthaber, 1911
 Роды: *Prodromites* Smith et Weller, 1901 (1) — $C_1Tn_2 - C_1Tn_3$ [СА]
Eoprodromites Work, Mapes et Thompson, 1988 (1) — C_1Tn_2 [СА]
?Acrocrites Schindewolf, 1922 (2) — C_1Tn_3 [ЕЦ, АФ]
- Семейство Qiannanitidae Becker, 1993
 Роды: *Qiannanites* Ruan, 1981 (1) — $C_1Tn_{1,2}$ [КЮ]
 Gen. nov. aff. *Qiannanites* Ruan, Kusina, в печати (1) — $?C_1Tn_3 - ?C_1V_1$ [У]

Stenocyclus Schindewolf, 1926 (1) — ?C₁Tn₃ - ?C₁V₁ [ЕЦ]

Asidoceras Ruzhencev, 1975 (1) — C₁V₃ [СВ]

Семейство Aqishanoceratidae Wang, 1981

Род *Aqishanoceras* Wang, 1981 (1) — ?C₁S [КС]

Подотряд Goniatitina Hyatt, 1884

Надсемейство Pericyclaseae Hyatt, 1900

Семейство Pericyclidae Hyatt, 1900

Роды: *Pericyclus* Mojsisovics, 1882 (8) — C₁Tn₃ [ЕЗ, ЕЦ, У, ?АВ]

Goniocyclus Gordon, 1986 (10) — C₁Tn₂ - C₁Tn₃ [ЕЗ, ЕВ, У, СА]

«*Hammatocyclus*» gen.nov. (1) — ? C₁Tn₂ [СА]

Hammatocyclus Schindewolf, 1951 (2) — C₁V₂ [ЕЦ, У]

Rotopericyclus Turner, 1948 (2) — C₁Tn₁₋₂ - C₁V₁ [ЕЗ, СА]

Asiacyclus Librovitich, 1962 (6) — C₁Tn₃ - C₁V₁ [ЕЦ, АС]

Caenocyclus Schindewolf, 1926 (1) — C₁Tn₃ [ЕЦ]

Polaricyclus Riley, 1990 (5) — C₁Tn₃ - C₁V₁ [ЕЗ, ЕЦ, У, СА, КА]

Gen. nov. aff. *Polaricyclus* Riley, Kusina, в печати (2) — ?C₁Tn₃ - C₁V₁ [У]

Fascipericyclus Turner, 1948 (2) — C₁V₁ [ЕЗ]

Neopericyclus A.Popov, 1965 (4) — C₁V₁ - C₁V₂ [ЕЗ, У, АС]

Helicocyclus Schindewolf, 1951 (3) — C₁V₁ [ЕЗ, У, АС]

?*Zhifangoceras* Sheng, 1984 (4) — C₁Tn₃ - ?C₁V₁ [ЕЦ, У, КС]

Rhiphaeocyclus Kusina, 1973 (2) — C₁V₂ [ЕЗ, У]

Ammonellipsites Parkinson, 1822 (5) — C₁V₁ - C₁V₂ [ЕЗ, ЕЦ, АФ, У, АС, АВ]

Parahammatocyclus Riley, 1996 (1) — C₁V₂ [ЕЗ]

Надсемейство Anthracocerataceae Plummer et Scott, 1937

Семейство Muensteroceratidae Librovitich, 1957

Роды: *Muensteroceras* Hyatt, 1884 (>15) — C₁Tn₃ - C₁V₁ [ЕЗ, ЕЦ, АФ, У, АС, КС, СА, АВ]

«*Muensteroceras*» gen.nov. (2) — C₁Tn₂ [У, СА]

Eurites Kusina, 1973 (9) — C₁Tn₃ - C₁V₁ [ЕЗ, ЕЦ, У, АФ, СА, КА]

Muensteroceratoides A.Popov, 1965 (2) — C₁Tn₃ - C₁V₁ [ЕЦ, АС, АВ]

Dzhaprakoceras A.Popov, 1965 (27) — C₁Tn₃ - C₁V₃ [ЕЗ, ЕЦ, АФ, У, АС, АЦ,

КС, КЮ, СА, КА]

Terektytes Librovitich, 1957 (1) — C₁V₁ [АС]

Beyrichoceratoides Bisat, 1924 (7) — C₁Tn₃ - C₁V₃ [ЕЗ, ЕЦ, ЕВ, У]

Bollandites Bisat, 1952 (9) — C₁V₁ - C₁V₃ [ЕЗ, ЕЦ, ЕВ, У, КС, КЮ, КА, ?АВ]

Bollandoceras Bisat, 1952 (10) — C₁V₂ - C₁V₃ [ЕЦ, ЕВ, СВ, АС, КС, КА]

Cluthoceras Currie, 1954 (8) — C₁V₃ - C₁S [ЕЗ, АФ, КС, СА]

Семейство Intoceratidae Kusina, 1971

Роды: *Intoceras* Kusina, 1971 (3) — C₁Tn₂ - C₁V₁ [У, СА]

Aquilonites Kusina, 1974 (3) — C₁Tn₂ - C₁V₁ [У]

Quasintoceras Kusina, 1974 (2) — C₁V₁ - C₁V₂ [У]

Oxintoceras Kusina, 1974 (1) — C₁V₂ [У]

Семейство Kozhimitidae Kusina, 1974

Роды: *Kozhimites* Kusina, 1971 (2) — C₁V₁ [У]

Семейство Anthracoceratidae Plummer et Scott, 1937

Роды: *Anthracoceras* Frech, 1899 (9) — C₁V₃ - C₁S [ЕЗ, ЕЦ, АФ, СА, КС]

Beyrichoceras Foord, 1903 (7) — C₁V₃ [ЕЗ, ЕЦ, АФ, У]

Cowdaleoceras Bisat, 1952 (3) — C₁V₃ [ЕЗ]

Sudeticeras Patteisky 1930 (>20) — C₁V₃ - C₁S₁ [ЕЗ, ЕЦ, У, АС, КС, КЮ, СА, КА]

Ningxiaceras Yang, 1987 (1) — C₂B₁ [КС]

Cathranoceras Nikolayeva, 1990 (1) — C₂B₁ [АС]

Надсемейство Dimorphocerataceae Hyatt, 1884

Семейство Girtyoceratidae Wedekind, 1918

Роды: *Girtyoceras* Wedekind, 1918 (30) — C₁V₃ - C₁S₁ [ЕЗ, ЕЦ, АФ, У, АС, КЮ, СА, КА]

?*Pseudogirtyoceras* Wagner-Gentis, 1982 (1) — C₁V₁ [ЕЗ]

Winchelloceras Ruzhencev, 1965 (6) — $C_1V_1 - C_1V_2$ [E3, EЦ, Y, AC, CA]

?*Torulites* Kusina et Yatskov, 1987 (1) — $C_1V_2 - C_1V_3$ [Y]

Sulcogirtyoceras Ruzhencev, 1960 (10) — $C_1V_3 - C_1S_1$ [E3, EЦ, Y, CA]

Cousteauceras Korn, 1988 (3) — $C_1V_3 - C_1S_1$ [EЦ]

Edmooroceras Elias, 1956 (?2) — $C_1V_3 - C_1S_1$ [Y, CA, ? КЮ]

Sundernites Korn, 1993 (2) — C_1S_1 [EЦ]

Eumorphoceras Girty, 1909 (>15) — C_1S [E3, EЦ, EB, Y, AC, KC, КЮ, CA]

Peytonoceras Saunders, 1966 (1) — C_1S_2 [CA]

?*Zhongningoceras* Yang, 1986 (2) — C_1S [KC]

Tumulites McCaleb, Quinn et Furnish, 1964 (3) — C_1S [Y, CA]

Семейство Dimorphoceratidae Hyatt, 1884

Подсемейство Dimorphoceratinae Hyatt, 1884

Роды: *Dimorphoceras* Hyatt, 1884 (5) — $C_1V_1 - C_1V_3$ [E3, EЦ, EB, KA]

Trizonoceras Girty, 1909 (10) — $C_1V_3 - C_1S$ [E3, EЦ, Y, AC, AФ, KC, КЮ, CA]

Asturoceras Ruzhencev et Bogoslovskaya, 1969 (2) — C_1S_2 [E3]

Подсемейство Glyphiolobinae Ruzhencev et Bogoslovskaya, 1969

Роды: *Glyphiolobus* Gordon, 1964 (> 10) — $C_1V_3 - C_2B_1$ [E3, EЦ, EB, Y, AC, AФ, KC, CA]

Paradimorphoceras Ruzhencev, 1947 (> 15) — $C_1V_3 - C_2B_1$ [E3, EЦ, AФ, Y, KC, КЮ, CA]

Sulcodimorphoceras Manger et Pareyn, 1979 (1) — C_1S_1 [AФ]

Anthraceratites Ramsbottom, 1970 (8) — $C_2B_1 - C_2M$ [E3, EЦ, Y, AФ]

Семейство Eogonioloboceratidae Ruzhencev et Bogoslovskaya, 1978

Роды: *Eogonioloboceras* Librovitch, 1957 (8) — $?C_1V_2 - C_1S_1$ [EЦ, Y, AC, KC, КЮ, CA]

Arcanoceras Ruzhencev, 1965 (6) — $C_1V_3 - C_1S$ [E3, EЦ, Y, CB]

Семейство Berkhoceratidae Librovitch, 1957

Роды: *Kazakhoceras* Ruzhencev, 1947 (2) — $C_1V_3 - C_1S$ [E3, EЦ, Y, AC, KC, КЮ, CA]

Надсемейство Nomismocerataceae Librovitch, 1957

Семейство Nomismoceratidae Librovitch, 1957

Роды: *Nomismoceras* Hyatt, 1884 (5) — $C_1V_2 - C_1V_3$ [E3, EЦ, EB, Y, AФ, AC]

Eonomismoceras Kusina, 1974 (3) — C_1V_2 [E3, EЦ, Y]

Simmonoceras Kusina, 1974 (1) — C_1V_2 [Y]

Pseudonomismoceras Frech, 1899 (1) — C_1V_3 [EЦ]

Beleutoceras Ruzhencev et Bogoslovskaya, 1971 (1) — C_1S_1 [AC]

Cavilentia Ruzhencev et Bogoslovskaya, 1971 (2) — C_1S_2 [Y, KC]

Hudsonoceras Moore, 1946 (2) — C_2B_1 [E3, Y, CA]

Baschkirites Librovitch, 1957 (7) — C_2B_1 [E3, Y, AC, CA]

Семейство Entogonitidae Ruzhencev et Bogoslovskaya, 1971

Род *Entogonites* Kittl, 1904 (4) — C_1V_3 [EЦ, CA, KA]

Надсемейство Goniatitaceae de Haan, 1825

Семейство Goniatitidae de Haan, 1825

Роды: *Goniatites* de Haan, 1825 (>20) — C_1V_3 [E3, EЦ, AФ, Y, CB, KC, КЮ, CA, KA, AB]

Paraglyphioceras Brüning, 1923 (7) — C_1V_3 [E3, EЦ]

?*Junggarites* Liang et Wang, 1991 (1) — C_1V_3 [KC]

Arnsbergites Korn, 1988 (11) — C_1V_3 [E3, EЦ, ?AФ, Y, KC]

Hibernioceras Moore et Hodson, 1958 (13) — C_1V_3 [E3, KC]

Lusitanoceras Pereira de Sousa, 1924 (15) — C_1V_3 [E3, EЦ, EB, Y, ?CB, AC, KC, CA, KA, AB]

Goniatitella Korn, 1988 (1) — C_1V_3 [EЦ]

Sygambrites Korn, 1988 (2) — $C_1V_3 - C_1S_1$ [EЦ, Y]

Hypergoniatites Ruzhencev et Bogoslovskaya, 1970 (8) — C_1V_3 [Y, AC, AФ, KC]

Neogoniatites Ruzhencev et Bogoslovskaya, 1970 (8) — $C_1V_3 - C_1S_1$ [Y, AC, AФ, KC, КЮ, CA]

?*Revilloceras* Wagner-Gentis, 1980 (3) — C_1V_3 [E3]

Семейство Delepinoceratidae Ruzhencev, 1957

Роды: *Delepinoceras* Miller et Furnish, 1954 (6) — C_1S [E3, Y, AC, AF, KC, KY, CA]
Platygoniatites Ruzhencev, 1956 (7) — $C_1V_3 - C_1S$ [Y, AC, KC, KY]

Семейство Agathiceratidae Arthaber, 1911

Роды: *Agathiceras* Gemmellaro, 1887 (18) — $C_2M - P_2W$ [E3, EЦ, EB, Y, T3, CB, AF, AЦ, AC, KY, KC, CA, AB]

Dombarites Librovitch, 1957 (14) — $C_1V_3 - C_1S_1$ [E3, Y, AC, AF, KC, KY, CA]

Pericleites Renz, 1910 (3) — C_1S_2 [EЦ, T3, Y, AC, KC, KY]

Proshumardites Rauser-Tschernousova, 1928 (10) — $C_1S_2 - C_2M$ [EЦ, Y, AC, AF, KC, CA]

Gaetanoceras Ruzhencev, 1938 (4) — $P_1Kg - P_2W$ [AЦ, KY]

Надсемейство Neoglyphiocerataceae Plummer et Scott, 1937

Семейство Cravenoceratidae Ruzhencev, 1957

Подсемейство Cravenoceratinae Ruzhencev, 1957

Роды: *Cravenoceras* Bisat, 1928 (>30) — C_1S [E3, EЦ, EB, AF, Y, AC, KC, KY, CA]

Pachylyroceras Ruzhencev et Bogoslovskaya, 1971 (7) — C_1V_3 [E3, Y, CB, AC, CA]

Dombarigloria Ruzhencev et Bogoslovskaya, 1971 (2) — C_1V_3 [Y]

Alaoceras Ruzhencev et Bogoslovskaya, 1971 (2) — $C_1V_3 - C_1S_1$ [Y]

Collectoceras Ruzhencev et Bogoslovskaya, 1971 (1) — C_1S_1 [Y]

Tympanoceras Ruzhencev, 1958 (6) — C_1S_1 [E3, Y, AC]

Quasicravenoceras Ruzhencev et Bogoslovskaya, 1971 (4) — C_1S_1 [Y]

Aravanites Zakharov, 1971 (1) — C_1S [AC]

? *Kardailites* Ruzhencev et Bogoslovskaya, 1971 (1) — C_1S_2 [Y]

? *Aenigmatoceras* Ruzhencev et Bogoslovskaya, 1978 (2) — C_2B_1 [Y, AC]

Подсемейство Lyrogoniatitinae Ruzhencev et Bogoslovskaya, 1971

Роды: *Lyrogoniatites* Miller et Furnish, 1940 (7) — $C_1V_3 - C_1S_1$ [E3, EЦ, Y, CB, AC, KC, CA]

Caenolyroceras Ruzhencev et Bogoslovskaya, 1971 (2) — $C_1V_3 - C_1S_1$ [EЦ, Y, AC]

Veranoceras Ruzhencev et Bogoslovskaya, 1971 (3) — C_1S [Y, ?KC]

Подсемейство Nuculoceratinae Ruzhencev, 1957

Роды: *Nuculoceras* Bisat, 1924 (7) — C_1S_2 [E3, EЦ, EB, Y, ?KC]

Lechroceras Ruan, 1981 (1) — C_1S [KC]

Семейство Neoglyphioceratidae Plummer et Scott, 1937

Роды: *Neoglyphioceras* Brüning, 1923 (>20) — $C_1V_3 - C_1S$ [E3, EЦ, Y, CB, KC, KY, CA, KA]

Lusitanites Ruzhencev et Bogoslovskaya, 1971 (7) — $C_1V_3 - C_1S_1$ [E3, EЦ, Y, AC, AF, KY, CA]

Mirilientia Ruzhencev et Bogoslovskaya, 1971 (4) — C_1S [Y, AF, KC]

Lytheoceras Ruzhencev et Bogoslovskaya, 1971 (2) — C_1S_1 [Y]

Семейство Rhymmoceratidae Ruzhencev et Bogoslovskaya, 1971

Подсемейство Rhymmoceratinae Ruzhencev et Bogoslovskaya, 1971

Роды: *Rhymmoceras* Ruzhencev, 1958 (5) — C_1S_1 [E3, Y, AC]

Ophilyroceras Ruzhencev et Bogoslovskaya, 1971 (1) — C_1V_3 [Y]

Подсемейство Fayettevilleinae Ruzhencev et Bogoslovskaya, 1971

Роды: *Fayettevillea* Gordon, 1960 (>10) — C_1S [E3, EЦ, Y, AC, KC, KC, CA]

Parafayettevillea Yang, 1986 (?5) — C_1S_2 [Y, KC]

Zidarites Nikolayeva, 1997 (2) — C_1S_2 [AC, CA]

Chumazites Ruzhencev et Bogoslovskaya, 1978 (2) — C_2B_1 [Y]

Семейство Ferganoceratidae Ruzhencev, 1960

Роды: *Ferganoceras* Librovitch, 1957 (3) — C_1V_3 [E3, Y, AC, AF, KC]

Nummoceras Ruzhencev et Bogoslovskaya, 1971 (1) — C_1V_3 [Y]

Ruddellites Malinky et Mapes, 1982 (1) — ? C_1V_3 [CA]

Надсемейство Somoholitaceae Ruzhencev, 1938

Семейство Glaphyritidae Ruzhencev et Bogoslovskaya, 1971

- Роды: *Glaphyrites* Ruzhencev, 1936 (>50) — $C_1S_2 - P_1A$ [E3, EЦ, EB, Y, CB, AC, AC, KY, KC, CA, KA, YO]
- Paracravenoceras* Gordon, 1960 (1) — C_1S_2 [CA]
- Rhichardsonites* Elias, 1956 (3) — C_1S_2 [EB, Y, AC, CA]
- Syngastrioceras* Librovitch, 1938 (>20) — $C_1S_2 - C_3K$ [E3, EB, Y, CB, AF, AC, AC, KC, KY, CA, KA]
- Pseudoglaphyrites* Ruzhencev et Bogoslovskaya, 1971 (3) — $C_1S_2 - C_2M$ [EB, Y, KA]
- Семейство Stenoglaphyritidae Ruzhencev et Bogoslovskaya, 1971
- Роды: *Stenoglaphyrites* Ruzhencev et Bogoslovskaya, 1971 (8) — $C_1S_2 - C_2B_1$ [E3, EЦ, Y, AC, KC, CA]
- Rhadinites* Saunders, 1973 (1) — C_1S_2 [CA]
- Zephyroceras* Kullmann, 1962 (5) — C_1S_2 [E3, Y, AC]
- Euroceras* Ruzhencev et Bogoslovskaya, 1971 (3) — C_1S_2 [E3, EB, Y]
- Schartymites* Librovitch, 1939 (9) — C_2B_1 [E3, EB, Y, AC, KC, CA]
- Physematites* Ruzhencev et Bogoslovskaya, 1978 (2) — C_2B_1 [Y, AC, KC]
- Subitoceras* Ruzhencev et Bogoslovskaya, 1978 (2) — C_2B_1 [Y, AC]
- Paraschartymites* Ruzhencev et Bogoslovskaya, 1978 (4) — C_2B_1 [Y, AC]
- Pseudoschartymites* Yang, 1987(2) — C_2B_1 [KC]
- Anthraceratoides* Ramsbottom, 1970 (1) — C_2B_2 [E3]
- Семейство Pseudoparalegoceratidae Librovitch, 1957
- Роды: *Pseudoparalegoceras* Miller, 1934 (6) — $C_2M - C_3K$ [EB, Y, CA, YO]
- Phanerocheras* Plummer et Scott, 1937 (9) — $C_2B_2 - C_2M$ [EB, CB, AF, KC, KY, CA, KA, YO]
- Eoparalegoceras* Delépine, 1939 (4) — $C_2B_2 - C_2M$ [EЦ, EB, AF, KY]
- Семейство Clistoceratidae Ruzhencev, 1975
- Роды: *Clistoceras* Nassichuk, 1967 (2) — C_2M [CB, KA]
- Aclistoceras* Ruzhencev, 1975 (5) — $C_2B_2 - C_2M$ [CB, KY, CA, KA]
- Neogastrioceras* Nassichuk, 1975 (1) — C_2M [KA]
- Семейство Dunbaritidae Miller et Furnish, 1957
- Род *Dunbarites* Miller et Furnish, 1940 (4) — $C_3K - C_3Gz$ [Y, CA]
- Семейство Somoholitidae Ruzhencev, 1938
- Роды: *Somoholites* Ruzhencev, 1938 (11) — $C_2M - P_1S$ [EЦ, Y, AC, KY, CA, KA]
- Andrianovia* Boardman, Work et Mapes, 1994 (3) — P_1S [Y, CB]
- Neoshumardites* Ruzhencev, 1936 (2) — P_1Ar [Y, CB]
- Надсемейство Neodimorphocerataceae Furnish et Knapp, 1966
- Семейство Ramositidae Ruzhencev et Bogoslovskaya, 1969
- Роды: *Ramosites* Ruzhencev et Bogoslovskaya, 1969 (20) — C_2B_1 [E3, Y, KC, KY, CA]
- Cravenoceratoides* Hudson, 1941 (7) — C_1S_2 [E3, EЦ, EB, Y, AC, AF]
- Семейство Neodimorphoceratidae Furnish et Knapp, 1966
- Роды: *Neodimorphoceras* Schmidt, 1925 (5) — $C_2M - C_3Gz$ [E3, Y, CA, KA]
- Cymoceras* McCaleb, 1964 (1) — C_2B_2 [AC, CA]
- Shuichengoceras* Yin, 1935 (3) — $C_2B_2 - C_2M$ [KC, KY, CA]
- Dimorphoceratoides* Furnish et Knapp, 1966 (1) — $C_2B_2 - C_2M$ [CA]
- Politoceras* Librovitch, 1946 (2) — C_2M [EB, CA]
- Pinoceras* Ruzhencev, 1947 (1) — C_3Gz [Y]
- Надсемейство Gastriocerataceae Hyatt, 1884
- Семейство Homoceratidae Spath, 1934
- Роды: *Homoceras* Hyatt, 1884 (14) — C_2B_1 [E3, EЦ, EB, Y, AC, AF, KY, CA]
- Isohomoceras* Ruzhencev et Bogoslovskaya, 1971 (19) — C_2B_1 [E3, EЦ, EB, Y, AC, CA]
- Vallites* Ruzhencev et Bogoslovskaya, 1971 (4) — C_2B_1 [E3, EЦ, Y, AC]
- Bashkortoceras* Ruzhencev et Bogoslovskaya 1971 (3) — C_2B_1 [E3, Y, AC]
- Umbetoceras* Ruzhencev et Bogoslovskaya, 1971 (6) — C_2B_1 [E3, Y, AC]

- Fallacites* Ruzhencev et Bogoslovskaya, 1971 (1) — C_2B_1 [Y]
Bogdanoceras Ruzhencev et Bogoslovskaya, 1971 (1) — C_2B_1 [Y]
Parahomoceras Ruzhencev et Bogoslovskaya, 1971 (2) — C_2B_1 [Y, AF]
- Семейство Decoritidae Ruzhencev et Bogoslovskaya, 1975
Роды: *Decorites* Ruzhencev et Bogoslovskaya, 1975 (3) — C_2B_1 [Y, AC]
Kushanites Ruzhencev et Bogoslovskaya, 1975 (2) — C_2B_1 [AC, KC]
Brevikites Ruzhencev et Bogoslovskaya, 1975 (2) — C_2B_1 [Y]
- Семейство Surenitidae Ruzhencev et Bogoslovskaya, 1975
Роды: *Surenites* Ruzhencev et Bogoslovskaya, 1975 (6) — C_2B_1 [EB, Y, AC, KC]
Verneuilites Librovtich, 1939 (5) — C_2B_1 [EB, Y, AF, AC, KC, CA]
Marianoceras Librovtich, 1962 (2) — C_2B_1 [E3, Y, AF, AC]
Melvilloceras Nassichuk, 1975 (1) — C_2B_2 [KA]
Aphantites Ruzhencev et Bogoslovskaya, 1978 (1) — C_2B_1 [AC]
Ugamides Nikolayeva, 1994 (1) — C_2B_1 [AC]
- Семейство Reticuloceratidae Librovtich, 1957
Роды: *Reticuloceras* Bisat, 1924 (19) — C_2B_1 [E3, EЦ, EB, Y, AF, AC, KC, КЮ, CA]
Bilinguites Librovtich, 1946 (11) — C_2B_1 [E3, EЦ, EB, Y, AF, AC, KC, CA, KA]
Phillipsoceras Ruzhencev et Bogoslovskaya, 1975 (24) — C_2B_1 [E3, EЦ, Y, AF, AC, KC]
Retites McCaleb, 1964 (10) — C_2B_1 [E3, Y, AF, AC, KC, КЮ, CA]
Alurites Ruzhencev et Bogoslovskaya, 1975 (6) — C_2B_1 [Y, AC, KC]
Tectiretites Ruzhencev et Bogoslovskaya, 1975 (9) — C_2B_1 [E3, Y, AC, KC, CA]
Arcanites McCaleb, Quinn et Furnish, 1964 (2) — C_2B_1 [KC, CA]
Quinnites Manger et Saunders, 1980 (4) — C_2B_1 [Y, AC, CA]
- Семейство Gastrioceratidae Hyatt, 1884
Роды: *Gastrioceras* Hyatt, 1884 (10) — $C_2B_2 - C_2M$ [E3, EЦ, EB, Y, AF, AC, CA, KA]
Agastrioceras Schmidt in Kukuk, 1938 (4) — C_2B_1 [E3, EЦ, AC]
Cancelloceras Ruzhencev et Bogoslovskaya, 1969 (23) — C_2B_1 [E3, EЦ, KB, Y, AF, AC, KC]
Monitoceras Ruzhencev et Bogoslovskaya, 1978 (1) — C_2B_1 [Y]
Lissogastrioceras Gordon, 1964 (3) — C_2B_2 [CA]
Lutuginoceras A.Popov, 1979 (1) — C_2B_2 [EB]
Trettinoceras Nassichuk, 1975 (1) — C_2M [KA]
Owenoceras Miller et Furnish, 1940 (3) — C_3K [KC, CA]
- Надсемейство Thalassocerataceae Hyatt, 1900
Семейство Bisatoceratidae Miller et Furnish, 1957
Роды: *Bisatoceras* Miller et Owen, 1937 (12) — $C_2B_2 - C_3K$ [EB, CB, КЮ, CA, KA]
Hodsonites Ramsbottom, 1977 (1) — C_2B_1 [E3, EB]
Homoceratoides Bisat, 1924 (9) — C_2B_1 [E3, EЦ, EB, Y, AF, AC, KC]
Pseudobisatoceras Maximova, 1940 (1) — C_2B_2 [EB, Y, CA]
Neoglaphyrites Ruzhencev, 1938 (6) — $C_2M - P_1A$ [EB, Y, CB, KC, CA]
- Семейство Thalassoceratidae Hyatt, 1900
Роды: *Thalassoceras* Gemmellaro, 1887 (8) — $P_1S - P_2W$ [Y, T3, AC, AЦ, CA, AB]
Eothalassoceras Miller et Furnish, 1940 (2) — $C_3K - C_3Gz$ [AC, CA]
Prothalassoceras Böse, 1917 (7) — $C_3K - P_1S$ [Y, AC, AЦ, КЮ, CA, KA]
Aristoceras Ruzhencev, 1940 (5) — $C_3Gz - P_1A$ [Y, AC, CA]
Epithalassoceras Miller et Furnish, 1940 (2) — $P_2R - P_2W$ [CA]
Aristoceratoides Ruzhencev, 1960 (4) — P_2W [T3, CA]
- Надсемейство Schistocerataceae Schmidt, 1929
Семейство Schistoceratidae Schmidt, 1929
Роды: *Schistoceras* Hyatt, 1884 (9) — $C_3K - C_3Gz$ [EB, Y, AC, CA]
Branneroceras Plummer et Scott, 1937 (10) — C_2B_2 [E3, EЦ, Y, AF, AЦ, AC, КЮ, KC, CA, KA]
Rodiezmoceras Wagner-Gentis, 1971 (1) — C_2B_2 [E3]

Diabloceras Miller et Furnish, 1940 (15) — $C_2B_2 - C_2M$ [EB, Y, AF, CB, AC, KY, KC, CA, KA]

Paralegoceras Hyatt, 1884 (2) — C_2M [CA, ЮА]

Eoschistoceras Ruzhencev, 1952 (6) — C_2M [EB, AC, CA]

Paraschistoceras Plummer et Scott, 1937 (2) — $C_3K - C_3Gz$ [EB, AC, CA]

Семейство Axinolobidae Ruzhencev, 1962

Роды: *Axinolobus* Gordon, 1960 (1) — C_2B_2 [EЗ, ?AF, ?KY, CA]

Paraphanerocheras Ruzhencev, 1971 (1) — C_2B_2 [CA]

Семейство Christioceratidae Nassichuk et Furnish, 1965

Роды: *Christioceras* Nassichuk et Furnish, 1965 (2) — C_2M [CB, CA, KA]

Inzeroceras Ruzhencev, 1974 (1) — C_2B_2 [Y]

Семейство Welleritidae Plummer et Scott, 1937

Роды: *Wellerites* Plummer et Scott, 1937 (5) — C_2M [Y, CA]

Winslowoceras Miller et Downs, 1948 (6) — C_2M [EЗ, Y, CB, AF, KC, CA, KA]

Eowellerites Ruzhencev, 1957 (4) — C_2M [CA]

Семейство Orulganitidae Ruzhencev, 1965

Роды: *Orulganites* Ruzhencev, 1960 (1) — C_2B_2 [CB]

Yakutoceras Librovtich in Popov, 1965 (2) — C_2B_2 [CB]

Parayakutoceras Popov, 1970 (4) — C_2B_2 [CB]

Aldanites Popov, 1970 (1) — C_2B_2 [CB]

Kayutoceras Ruzhencev et Ganelin, 1971 (1) — C_2B_2 [CB]

Mezorulganites Andrianov, 1985 (1) — C_2B_2 [CB]

Yanshinoceras Andrianov, 1985 (1) — C_2B_2 [CB]

Yakutoglyphyrites Ruzhencev, 1960 (1) — $C_3K - C_3Gz$ [CB]

Надсемейство Goniolobocerataceae Spath, 1934

Семейство Wiedeyoceratidae Ruzhencev et Bogoslovskaya, 1978

Роды: *Wiedeyoceras* Miller, 1932 (8) — $C_2B_2 - C_3K$ [EЗ, EB, KY, CA]

Gaitherites Quinn, 1965 (2) — C_2B_2 [KY, CA]

Семейство Gonioglyphioceratidae Ruzhencev et Bogoslovskaya, 1978

Роды: *Gonioglyphioceras* Plummer et Scott, 1937 (4) — $C_2M - C_3K$ [EB, CA]

Donetzoceras Librovtich, 1946 (3) — $C_2B_2 - C_2M$ [EB, AF]

Mangeroceras Sturgeon, Windle, Mapes et Hoare, 1982 (1) — C_2M [CA]

Wewokites Furnish et Beghtel, 1961 (2) — C_3K [CA]

Семейство Gonioloboceratidae Spath, 1934

Роды: *Gonioloboceras* Hyatt, 1900 (9) — $C_3K - C_3Gz$ [EB, KC, CA]

Gonioloboceratoides Nassichuk, 1975 (2) — C_2M [CA, KA]

Luganoceras A. Popov, 1979 (1) — C_2M [EB]

Mescalites Furnish et Glenister, 1971 (1) — P_1A [CA]

Надсемейство Neoicocerataceae Hyatt, 1900

Семейство Neoicoceratidae Hyatt, 1900

Роды: *Neoicoceras* Hyatt, 1900 (4) — $C_2B_2 - C_2M$ [Y, CB, CA, KA]

Eoasianites Ruzhencev, 1933 (10) — $C_3K - P_1S$ [Y, CB, AЦ, CA, KA]

Trochilioceras Plummer et Scott, 1937 (3) — $C_3K - C_3Gz$ [CA]

Семейство Metalegoceratidae Plummer et Scott, 1937

Роды: *Metalegoceras* Plummer et Scott, 1937 (более 20) — $P_1S - P_1Kg$ [Y, Ю, AF, AЦ, CA, KA, AB]

Juresanites Maximova, 1940 (10) — $P_1A - P_1S$ [Y, CB, KY, CA, AB]

Bransonoceras Miller et Parizek, 1948 (2) — $P_1Ar - P_2R$ [AЦ, KY, CA]

Parametalegoceras Bogoslovskaya, 1982 (4) — P_1S [Y, AB]

Pseudoschistoceras Teichert, 1944 (3) — $P_1Ar - P_1Kg$ [KY, AB]

Pseudometalegoceras Bogoslovskaya, 1985 (4) — P_2R [KY]

Семейство Pericycloceratidae Zhao et Zheng, 1977

Роды: *Pericycloceras* Zhao et Zheng, 1977 (1) — P_2R [KY]

Eolegoceras Leonova, 1989 (1) — $P_1Ar - P_1Kg$ [AЦ]

Семейство Paragastrioceratidae Ruzhencev, 1951

Подсемейство Paragastrioceratinae Ruzhencev, 1951

- Роды: *Paragastrioceras* Tchernow, 1907 (около 30) — P₁S - P₁Kg [Y, CB, AЦ, AB]
Svetlanoceras Ruzhencev, 1974 (6) — P₁A - P₁S [Y, AЦ, CA, KA, AB]
Bulunites Andrianov, 1985 (2) — P₁A - P₁S [CB]
Synuraloceras Ruzhencev, 1952 (1) — P₁S [Y]
Uraloceras Ruzhencev, 1936 (25) — P₁S - P₁Kg [Y, CB, KC]
Tumaroceras Ruzhencev, 1961 (7) — P₁Kg [Y, CB, KC]
Baraioceras Andrianov, 1985 (2) — P₁Kg [Y, CB]

Подсемейство Pseudogastrioceratinae Furnish, 1966

- Роды: *Pseudogastrioceras* Spath, 1930 (8) — P₃Dz - P₃Dr [AЦ, КЮ]
Stenolobulites Mikesh, Glenister et Furnish, 1988 (6) — P₁S - P₂R [CA]
Daubichites Popow, 1963 (8) — P₂R [CB, КЮ, AB, KA]
Altudoceras Ruzhencev, 1940 (13) — P₂R - P₂C [Y, CB, T3, AФ, AЦ, КЮ, CA]
Strigogoniatites Spath, 1934 (3) — P₂R - P₃Dz [AФ, КЮ, CA]
Chekiangoceras Ruzhencev, 1974 (1) — P₂R - P₂W [КЮ]
Retiogastrioceras Zhao, Liang et Zheng, 1978 (2) — P₃Dz [КЮ]
Metagastrioceras Zhao, Liang et Zheng, 1978 (1) — P₃Dz [КЮ]
Roadoceras Zhou, 1985 (4) — P₂C [CB, CA]

Семейство Aulacogastrioceratidae Zhao et Zheng, 1977

Род *Aulacogastrioceras* Zhao et Zheng, 1977 (1) — P₂R [КЮ]

Семейство Atsabitidae Furnish, 1966

- Роды: *Atsabites* Haniel, 1915 (1) — P₁Ar - P₁Kg [КЮ]
Anatsabites Ruzhencev, 1957 (1) — P₂W [CA]

Семейство Eothinitidae Ruzhencev, 1956

- Роды: *Eothinites* Ruzhencev, 1933 (12) — P₁Ar - P₂R [Y, AЦ, КЮ, CA]
Epiglyphioceras Spath, 1930 (4) — P₂R - P₂W [AЦ, T3]

Семейство Spirolegoceratidae Nassichuk, 1970

- Роды: *Spirolegoceras* Miller, Furnish et Clark, 1957 (1) — P₂R [CA]
Gobioceras Bogoslovskaya, 1988 (2) — P₁Ar - P₁Kg [KC, AB]
Epijuresanites Popow, 1970 (4) — P₁Kg [Y, CB]
Sverdrupites Nassichuk, 1970 (4) — P₂R [Y, CB, KA]

Семейство Anuitidae Andrianov, 1985

Род *Anuites* Andrianov, 1985 (1) — P₂R [CB]

Надсемейство Shumarditaceae Plummer et Scott, 1937

Семейство Shumarditidae Plummer et Scott, 1937

- Роды: *Shumardites* Smith, 1903 (5) — C₃Gz [Y, CA]
Preshumardites Plummer et Scott, 1937 (4) — C₃K - C₃Gz [CA]
Pseudaktubites Boardman, Work et Mapes, 1994 (2) — C₃Gz [CA]

Семейство Parashumarditidae Boardman, Work et Mapes, 1994

- Роды: *Parashumardites* Ruzhencev, 1939 (6) — C₃K - C₃Gz [Y, EB, CA, KA]
Aktubites Ruzhencev, 1955 (2) — C₂M [Y, CA]
Eoshumardites Popow, 1970 (4) — C₃Gz [CB]
Hypershumardites A.Popov, 1992 (1) — C₃Gz [AC]
Eovidrioceras Boardman, Work et Mapes 1994 (2) — C₃Gz [CA]

Семейство Perrinitidae Miller et Furnish, 1940

Подсемейство Perrinitinae Miller et Furnish, 1940

- Роды: *Perrinites* Böse, 1917 (3) — P₁Ar - P₁R [CA, ЮА]
Subperrinites Tharalson, 1984 (3) — P₁A - P₁S [CA]

Подсемейство Paraperrinitinae Tharalson, 1984

- Роды: *Paraperrinites* Toumanskaya, 1939 (2) — P₁Kg [КЮ]
Properrinites Elias, 1938 (4) — P₁A - P₁S [AЦ, КЮ, CA]
Metaperrinites Ruzhencev, 1950 (8) — P₁Ar - P₁Kg [AC, CA]
Shyndoceras Leonova, 1983 (1) — P₁Ar - P₁Kg [AЦ]

Perrimetanites Leonova, 1983 (4) — P₁Ar - P₂R [АЦ, КЮ, ?ТЗ]

Ripernites Leonova, 1983 (1) — P₁Kg [АЦ]

Nepirrites Leonova, 1983 (1) — P₁Kg [АЦ]

Mapirites Leonova, 1983 (1) — P₁Kg [АЦ]

Надсемейство Adrianitaceae Schindewolf, 1931

Семейство Adrianitidae Schindewolf, 1931

Подсемейство Emilitinae Leonova et Bogoslovskaya, 1990

Роды: *Emilites* Ruzhencev, 1939 (7) — C₃K - P₁S [У, АЦ, АС, СА, КА]

Nevadoceras Schiappo et Spinosa, 1995 (1) — P₁S - P₁Ar [СА]

Crimites Toumanskaya, 1937 (15) — P₁S - P₂W [У, ТЗ, АЦ, КЮ, СА]

Pseudoemilites Leonova, 1988 (1) — P₁Kg [АЦ]

Istycoceras Pavlov, 1967 (1) — P₁Kg [АЦ]

Veruzhites Leonova, 1988 (2) — P₁Ar - P₁Kg [АЦ]

Aricoceras Ruzhencev, 1950 (4) — P₁Kg - P₂W [ТЗ, АФ, АЦ, КЮ, КА, АВ]

Metacrimites Ruzhencev, 1950 (9) — P₁Kg - P₃Dz [СВ, КС, СА]

Texoceras Miller et Furnish, 1940 (1) — P₂R [СА]

Подсемейство Adrianitinae Schindewolf, 1931

Роды: *Adrianites* Gemmellaro, 1887 (3) — P₂W [ТЗ, АФ]

Neocrimites Ruzhencev, 1940 (10) — P₁Ar - P₂R [У, АЦ, КС]

Sosiocrimites Ruzhencev, 1950 (5) — P₁Ar - P₂W [ТЗ, АФ, АЦ, КС, СА]

Metaricoceras Ruzhencev, 1950 (1) — P₂W [КЮ]

Pseudagathiceras Schindewolf, 1931 (3) — P₂W [КЮ, СА]

Epadrianites Schindewolf, 1931 (6) — P₁Kg - P₃Dz [АЦ, КС, ТЗ, АФ, КЮ]

Подсемейство Pamiritellinae Ruzhencev et Bogoslovskaya, 1978

Роды: *Pamiritella* Toumanskaya, 1963 (1) — P₁Kg [АЦ]

Pamirioceras Pavlov, 1967 (1) — P₁Kg [АЦ]

Doryceras Gemmellaro, 1887 (2) — P₂W [ТЗ]

Palermites Toumanskaya, 1937 (3) — P₂W [ТЗ, АЦ, КС]

Sizilites Toumanskaya, 1937 (3) — P₂W [ТЗ, Т, АЦ]

Neoaricoceras Ruzhencev, 1950 (1) — P₂W [ТЗ]

Семейство Hoffmanniidae Spath, 1934

Род *Hoffmannia* Gemmellaro, 1889 (1) — P₂W [ТЗ]

Надсемейство Marathonitaceae Ruzhencev, 1938

Семейство Marathonitidae Ruzhencev, 1938

Подсемейство Kargalitinae Ruzhencev, 1960

Роды: *Kargalites* Ruzhencev, 1938 (10) — P₁A - P₁Kg [У, АЦ, КЮ, СА]

Subkargalites Ruzhencev, 1950 (6) — C₃K - C₃Gz [У, АС, СА]

Подсемейство Marathonitinae Ruzhencev, 1938

Роды: *Marathonites* Böse, 1917 (4) — C₃Gz [У, АС, СА]

Promarathonites A. Popov, 1992 (4) — C₃K - C₃Gz [АС, СА]

Cardiella Pavlov, 1967 (17) — C₃Gz - P₁Kg [У, ТЗ, АЦ, КЮ, СА]

Almites Toumanskaya, 1941(10) — C₃Gz - P₁Kg [У, АЦ, СА]

Aksuites Pavlov, 1967 (1) — P₁Kg [АЦ]

Suakites Leonova, 1982(1) — P₁Kg [АЦ]

Pseudovidrioceras Ruzhencev, 1936 (4) — P₁Kg - P₂W [ТЗ, АЦ, СА]

Eohyattoceras Glenister et Furnish, 1987 (1) — P₁Kg - P₂R [КЮ]

Семейство Kufengoceratidae Zhao, 1980

Роды: *Kufengoceras* Ruzhencev, 1956 (3) — P₂R - P₂W [КЮ]

Shengoceras Chao, 1955 (1) — P₂R [КЮ]

Liuzhouceras Zhao, 1980 (1) — P₂R [КЮ]

Paratongluceras Zhao et Zheng, 1977 (3) — P₂R - P₂W [КЮ]

Guiyangoceras Zhou, 1985(2) — P₂W [КЮ]

Надсемейство Cyclolobaceae Zittel, 1895

Семейство Vidrioceratidae Plummer et Scott, 1937

Подсемейство Vidrioceratinae Plummer et Scott, 1937

Роды: *Vidrioceras* Böse, 1917 (7) — C₃Gz [Y, AC, CA]

Prostacheoceras Ruzhencev, 1937 (17) — P₁A - P₂W [Y, AF, T3, AC, KC, КЮ, CA, KA]

Tabantalites Ruzhencev, 1952 (3) — P₁A - P₁S [Y, AC, KA]

Leeites Bogoslovskaya, 1990 (1) — P₁S [CA]

Pamirites Toumanskaya, 1938 (1) — P₁Kg [AC]

Jiliingites Liang, 1982 (1) — P₂R [KC]

Подсемейство Hyattoceratinae Miller et Furnish, 1957

Роды: *Hyattoceras* Gemmellaro, 1887 (8) — P₁Kg - P₃Dz [T3, КЮ, CA]

Shuangyangites Liang, 1982 (1) — P₂R [KC]

Семейство Neostacheoceratidae Toumanskaya, 1939

Подсемейство Neostacheoceratinae, Toumanskaya, 1939

Роды: *Neostacheoceras* Schindewolf, 1931 (2) — P₃Dz [KC, КЮ]

Martoceras Toumanskaya, 1938 (2) — P₁A - P₁S [AC, КЮ]

Waagenina Krotow, 1888 (3) — P₁Ar - P₁Kg [Y, KC]

Stacheoceras Gemmellaro, 1887 (> 40) — P₂R - P₃Dr [CB, AF, T3, AC, CA, КЮ, KC, KA]

Подсемейство Glassoceratinae Ruzhencev, 1960

Род *Glassoceras* Ruzhencev, 1960 (2) — P₂R [CA]

Семейство Cyclolobidae Zittel, 1895

Роды: *Cyclolobus* Waagen, 1879 (3) — P₂C - P₃Dz [AC, КЮ]

Tongluceras Zhao et Zheng 1977 (2) — P₂R [КЮ]

Mexioceras Ruzhencev, 1955 (3) — P₂R - P₂C [CB, КЮ, CA, KA]

Demarezites Ruzhencev, 1955 (3) — P₂R - P₂W [КЮ, CA]

Newellites Furnish et Glenister, 1969 (1) — P₂W [CA]

Waagenoceras Gemmellaro, 1887 (13) — P₂W - P₂C [T3, CB, AF, AC, КЮ, CA]

Timorites Haniel, 1915 (8) — P₂C - P₃Dz [CB, КЮ, CA]

Krafftoceras Diener, 1903 (5) — P₂C - P₃Dz [CB, AC, КЮ, KA]

Changhsingoceras Chao et Liang, 1965 (2) — P₃Dr [KC, КЮ]

Hanieloceras Miller, 1933 (2) — P₃Dz [КЮ]

Надсемейство Poranocerataceae Hyatt, 1900

Семейство Poranoceratidae Hyatt, 1900

Роды: *Poranoceras* Hyatt, 1884 (13) — P₁Ar - P₂R [Y, CB, AC, КЮ, CA, KA, AB]

Protoporanoceras Ruzhencev, 1938 (1) — P₁A [Y]

Proporanoceras Toumanskaya, 1938 (7) — P₁S [Y, КЮ, CA, AB]

Pamiroporanoceras Leonova, 1989 (2) — P₁Ar - P₁Kg [AC]

Tauroceras Toumanskaya, 1938 (5) — P₂W [T3, AC, AF, КЮ, CA]

Epitauroceras Glenister et Furnish, 1988 (1) — P₃Dz [КЮ]

Семейство Mongoloceratidae Ruzhencev et Bogoslovskaya, 1978

Роды: *Mongoloceras* Ruzhencev, 1960 (2) — P₂W - P₂C [AF, KC]

Angrenoceras Sheng, 1988 (2) — P₂C [КЮ]

Отряд Ceratitida Hyatt, 1884

Подотряд Paraceltitina Shevurev, 1968

Надсемейство Xenodiscaceae Frech, 1902

Семейство Paraceltitidae Spath, 1930

Роды: *Paraceltites* Gemmellaro, 1887 (7-8) — P₂R - P₂C [T3, КЮ, CA, AC]

Cibolites Plummer et Scott, 1937 (3) — P₂W - P₂C [CA, AF, КЮ]

Nielsenoceras Furnish, 1966(1) — P₂C [CA]

Doulingoceras Zhou, 1985 (1) — P₂C [КЮ]

Meitianoceras Zheng, 1984 (1) — P₃Dr [КЮ]

Семейство Xenodiscidae Frech, 1902

- Роды: *Xenodiscus* Waagen, 1879 (6-7) — P₂C - P₃Dr [АЦ, КЮ, КС, СА]
Iranites Teichert et Kummel, 1973 (3) — P₃Dr [АЦ, КЮ]
Phisonites Shevyrev, 1965 (2) — P₃Dr [АЦ]
Shevyrevites Teichert et Kummel, 1973(2) — P₃Dr [АЦ, КЮ]
Tapashanites Zhao et Liang, 1965 (>15) — P₃Dr [КЮ, АЦ]

Семейство Dzhulfitidae Shevyrev, 1965

- Роды: *Dzhulfites* Shevyrev, 1965 (3) — P₃Dr [АЦ]
Abichites Shevyrev, 1965 (2) — P₃Dr [АЦ, КЮ]
Paratirolites Stoyanow, 1910 (7) — P₃Dr [АЦ, КЮ]

Семейство Pseudotirolitidae Zhao, 1965

- Роды: *Pseudotirolites* Sun, 1939 (10-12) — P₃Dr [КЮ, АЦ]
Pentagonoceras Zhao, Liang et Zheng, 1978 (1) — P₃Dr [КЮ]
Pleuronodoceras Chao et Liang, 1965(4) — P₃Dr [АЦ, КЮ]
Rotodiscoceras Chao et Liang, 1966(2) — P₃Dr [КЮ]
Schizoloboceras Zhao, Liang et Zheng, 1978 (1) — P₃Dr [КЮ]

Подотряд Otoceratina Shevyrev et Ermakova, 1979

Надсемейство Otocerataceae Hyatt, 1900

Семейство Anderssonoceratidae Ruzhencev, 1959

- Роды: *Anderssonoceras* Grabau, 1924 (4) — P₃Dz [КЮ]
Lenticocelmites Zhao, Liang et Zheng, 1978 (2) — P₃Dz [КЮ]
Pericarinoceras Chao et Liang, 1966 (5) — P₃Dz [КЮ]

Семейство Araxoceratidae Ruzhencev, 1959

- Роды: *Araxoceras* Ruzhencev, 1959 (>10) — P₃Dz [АЦ, КЮ]
Eoaraxoceras Spinosa, Furnish et Glenister, 1970 (2) — P₃Dz [АЦ, СА]
Kingoceras Miller, 1944 (2) — P₃Dz [АЦ, СА]
Anfuceras Zhao, Liang et Zheng, 1978 (2) — P₃Dz [АЦ, КЮ]
Abadehceras Bando, 1979 (2) — P₃Dz [АЦ]
Avushoceras Ruzhencev, 1962 (1) — P₃Dz [АЦ, КЮ]
Dzhulfoceras Ruzhencev, 1962 (1) — P₃Dz [АЦ]
Julfoceras Bando, 1979 (1) — P₃Dr [АЦ]
Protoceras Spath, 1930 (7-8) — P₃Dz [АЦ, КЮ]
Pseudotoceras Ruzhencev, 1962 (3) — P₃Dz [АЦ]

Роды неясного систематического положения

- Gleboceras* Ruzhencev, 1950 (1) — C₃K [У]
Eupleuroceras Miller et Cline, 1934 (1) — C₃K [СА]
Kurdiceras Vasicek et Kullmann, 1988 (1) — P₂R [АЦ]
Pennoceras Miller et Unklesbay, 1942 (3) — C₃K [СА]
Prehoffmannia Plummer et Scott, 1937 (1) — C₃Gz [СА]
Yinoceras Chao, 1951 (1) — P₂W [КЮ]

Таблица 1. Сопоставление стратиграфических подразделений карбона

Отдел	Используемая шкала		Региональные шкалы					
	Ярусы, подъярусы	Аммоноидные генозоны	Русская платформа, Урал	Западная Европа		США		
Верхний	Гжельский C ₃ Gz	<i>Vidrioceras</i> <i>Shumardites</i>	Гжельский	Стефан	C	Вирджил		
	Касимовский C ₃ K	<i>Dunbarites</i> <i>Parashumardites</i>	Касимовский		B A		Миссури	
Средний	Московский C ₂ M	<i>Pseudoparalegoceras</i> <i>Wellerites</i>	Московский	Вестфал	D	Демойн		
		<i>Paralegoceras</i> <i>Eowellerites</i>			C			
		<i>Diaboloceras</i> <i>Winslowoceras</i>						
	Башкирский C ₂ B ₂	<i>Diaboloceras</i> <i>Axinolobus</i>	Башкирский	Вестфал	B	Блойд		
		<i>Gastrioceras</i> <i>Branneroceras</i>			A			
		<i>Bilinguites</i> <i>Cancelloceras</i>			Намюр		Едонский	Хейл
		<i>Reticuloceras</i> <i>Bashkortoceras</i>					Марсденский	
	C ₂ B ₁	<i>Homoceras</i> <i>Hudsonoceras</i>	Сerpуховский	Намюр	Киндерскаутский	Честер		
		<i>Fayettevillea</i> <i>Delepinoceras</i>			Элпортский			
	Нижний	Серпуховский C ₁ S ₂	<i>Uralopronorites</i> <i>Cravenoceras</i>	Серпуховский	Визе	Арносбергский	Миссисипи	
C ₁ S ₁						Пендлский		
Визейский C ₁ V ₃ c		<i>Hypergoniatites</i> <i>Ferganoceras</i>	Визейский	Визе	Варнантский	Мерамек		
		C ₁ V ₃ b			<i>Beurichoceras</i> <i>Goniatites</i>		Ливийский	
		C ₁ V ₁ a			<i>Merocanites</i> <i>Ammonellipsites</i>		Молиньский	
		C ₁ V ₂ b						
C ₁ V ₂ a								
C ₁ V ₁ b								
C ₁ V ₁ a								
Турнейский C ₁ Tn ₃	<i>Protocanites</i> <i>Pericyclus</i>	Турнейский	Турне	Ивуарский	Осейдж			
	C ₁ Tn _{1,2}			<i>Protocanites</i> <i>Gattendorfia</i>		Астьерский	Киндерскаутский	

Таблица 2. Сопоставление стратиграфических подразделений перми

Отдел	Используемая шкала		Региональные шкалы							
	Ярусы	Аммоноидные геозоны	Восточная Европа, Урал	Тетис	Южный Китай	Западная Австралия	США			
Верхний	Дорашамский P₃ Dr	<i>Tapashanites</i> <i>Changhsingoceras</i>	Татарский	Дорашамский	Верхний	Чансин	Верхний	Очоа		
	Джюльфинский P₃ Dz	<i>Prototoceras</i> <i>Eoaraxoceras</i>		Джюльфинский		Вучиапин F			Формация Хардман	Ла Колорада
Средний	Кэптенский P₂ C	<i>Timorites</i>	Казанский	Мидийский	Верхний	Маокоу	Средний	Кэптен		
	Вордский P₂ W	<i>Tauroceras</i> <i>Adrianites</i>		Мургабский				E	Ворд	
	Роудский P₂ R	<i>Daubichites</i> <i>Sverdrupites</i>		Кубергандинский				D ₂	Группа Кеннеди	Роуд
Нижний	Кунгурский P₁ Kg	<i>Epijuresanites</i> <i>Neouddenites</i>	Кунгурский	Болорский	Нижний	Чися	Нижний	Кафедрал Маунтин		
	Артинский P₁ Ar	<i>Aktubinskia</i> <i>Neoshumardites</i>	Артинский	Яхташский				D ₁	Группа Биро	Скиннер Ренч (=Хесс)
	Сакмарский P₁ S	<i>Propopanoceras</i> <i>Juresanites</i>	Сакмарский	Сакмарский				Лонглин C	Гр.Вурамел	Ленокс Хиллс
	Ассельский P₁ A	<i>Svetlanoceras</i> <i>Protopopanoceras</i>	Ассельский	Ассельский				Цизонг	Ф.Каллитарра Ф.Каррандибби Группа Лионс	Нил Ренч Бурсум (в.ч.)

Таблица 3. Стратиграфическое распространение аммоноидей в карбоне

Отдел		Нижний							Средний		Верхний		
Ярус		Турнейск.		Визейский			Серпухов.		Башкир.		Мос.	Кас.	Гж.
Род	Индекс	Tn1-2	Tn3	V1	V2	V3	S1	S2	B1	B2	M	K	Gz
<i>Mimimitoceras</i>		←											
<i>Acutimitoceras</i>		←											
<i>Nicimitoceras</i>		←											
<i>Gattenpleura</i>		—											
<i>Qiannanites</i>		—											
<i>Eocanites</i>		—											
<i>Paprothites</i>		—											
<i>Paragattendorfia</i>		—											
<i>Globimitoceras</i>		—											
<i>Costimitoceras</i>		—											
<i>Voehringierites</i>		—											
<i>Paralytoceras</i>		—											
<i>Pseudarietites</i>		—											
<i>Zadelsdorfia</i>		—											
<i>Gattendorfia</i>		—	—										
<i>Imitoceras</i>		—	—										
<i>Eoprodromites</i>		—											
<i>Becanites</i>		—											
<i>Cunitoceras</i>		—											
" <i>Muensteroceras</i> " gen.nov.		—											
" <i>Hammatocyclus</i> " gen.nov.		—											
<i>Kazakhstania</i>		—											
<i>Goniocyclus</i>		—											
<i>Protocanites</i>		—											
<i>Rotopericyclus</i>		—	—										
<i>Aquilonites</i>		—	—										
<i>Karagandoceras</i>		—											
<i>Prodromites</i>		—											
<i>Pericyclus</i>		—											
<i>Acrocanites</i>		—											
<i>Caenocyclus</i>		—											
<i>Muensteroceras</i>		—	—										
<i>Muensteroceratoides</i>		—	—										
<i>Zhifangoceras</i>		—	—	?									
" <i>Polaricyclus</i> " gen.nov.		—	—	?									
" <i>Qiannanites</i> " gen.nov.		—	—	?									
<i>Stenocyclus</i>		—	—	?									
<i>Eurites</i>		—	—										
<i>Intoceras</i>		—	—										
<i>Asiacyclus</i>		—	—										
<i>Merocanites</i>		—	—	—									
<i>Dzhaprakoceras</i>		—	—	—									
<i>Beyrichoceratoides</i>		—	—	—									
<i>Irinoceras</i>		—	—	—	—								
<i>Polaricyclus</i>		—	—										
<i>Fascipericyclus</i>		—	—										
<i>Helicocyclus</i>		—	—										
<i>Neopericyclus</i>		—	—										
<i>Quasintoceras</i>		—	—										

Таблица 3. Продолжение

Род	Индекс	Tn1-2	Tn3	V1	V2	V3	S1	S2	B1	B2	M	K	Gz
<i>Terektytes</i>				—									
<i>Kozhimites</i>				—									
<i>Pseudogirtyoceras</i>				—									
<i>Ammonellipsites</i>				—	—								
<i>Winchelloceras</i>				—	—								
<i>Michiganites</i>				—	—	—							
<i>Dimorphoceras</i>				—	—	—							
<i>Bollandites</i>				—	—	—							
<i>Hammatocyclus</i>				—									
<i>Rhiphaeocyclus</i>				—									
<i>Eonomismoceras</i>				—									
<i>Simmonoceras</i>				—									
<i>Oxintoceras</i>				—	—								
<i>Parahammatocyclus</i>				—	—								
<i>Bollandoceras</i>				—	—	—							
<i>Nomismoceras</i>				—	—	—							
<i>Eogonioloboceras</i>				—	—	—	—	—					
<i>Torulites</i>				—									
<i>Entogonites</i>				—									
<i>Pseudonomismoceras</i>				—									
<i>Katacanites</i>				—									
<i>Beyrichoceras</i>				—									
<i>Cowdaleoceras</i>				—									
<i>Pronorites</i>				—									
<i>Cantabrianites</i>				—									
<i>Asidoceras</i>				—									
<i>Librovitchites</i>				—									
<i>Junggarites</i>				—									
<i>Girtyoceras</i>				—									
<i>Prolecanites</i>				—									
<i>Goniatites</i>				—									
<i>Hibernicoceras</i>				—									
<i>Paraglyphioceras</i>				—									
<i>Goniatitella</i>				—									
<i>Arnsbergites</i>				—									
<i>Lusitanoceras</i>				—									
<i>Epicanites</i>				—									
<i>Trizonoceras</i>				—									
<i>Arcanoceras</i>				—									
<i>Kazakhoceras</i>				—									
<i>Neoglyphioceras</i>				—									
<i>Glyphiobolus</i>				—									
<i>Paradimorphoceras</i>				—									
<i>Hypergoniatites</i>				—									
<i>Revilloceras</i>				—									
<i>Ferganoceras</i>				—									
<i>Ruddelites</i>				—									
<i>Pachyloceras</i>				—									
<i>Dombarigloria</i>				—									
<i>Nummoceras</i>				—									
<i>Ophilyoceras</i>				—									
<i>Sygambrites</i>				—									
<i>Dombarocanites</i>				—									
<i>Neogoniatites</i>				—									

Таблица 3. Продолжение

Род	Индкс	Tn1-2	Tn3	V1	V2	V3	S1	S2	B1	B2	M	K	Gz
<i>Edmoocereras</i>							—						
<i>Cousteauceras</i>							—						
<i>Sudeticeras</i>							—						
<i>Emstites</i>							—						
<i>Dombarites</i>							—						
<i>Alaoceras</i>							—						
<i>Lyrogoniatites</i>							—						
<i>Caenolyroceras</i>							—						
<i>Lusitanites</i>							—						
<i>Megapronorites</i>							—	—					
<i>Cluthoceras</i>							—	—					
<i>Anthracoceras</i>							—	—					
<i>Platygoniatites</i>							—	—					
<i>Uralopronorites</i>							—	—					
<i>Sundernites</i>							—	—					
<i>Sulcodimorphoceras</i>							—	—					
<i>Beleutoceras</i>							—	—					
<i>Tympanoceras</i>							—	—					
<i>Collectoceras</i>							—	—					
<i>Alaoceras</i>							—	—					
<i>Lytheoceras</i>							—	—					
<i>Rhymmoceras</i>							—	—					
<i>Sinopronorites</i>							—	—					
<i>Aqishanoceras</i>							—	—					
<i>Eumorphoceras</i>							—	—					
<i>Zhongningoceras</i>							—	—					
<i>Tumulites</i>							—	—					
<i>Cravenoceras</i>							—	—					
<i>Aravanites</i>							—	—					
<i>Verancoceras</i>							—	—					
<i>Mirilentia</i>							—	—					
<i>Lechroceras</i>							—	—					
<i>Rhadinites</i>							—	—					
<i>Delepinoceras</i>							—	—					
<i>Fayettevillea</i>							—	—					
<i>Parafayettevillea</i>							—	—					
<i>Zidadarites</i>							—	—					
<i>Peytonoceras</i>							—	—					
<i>Asturoceras</i>							—	—					
<i>Cavilentia</i>							—	—					
<i>Pericleites</i>							—	—					
<i>Kardailites</i>							—	—					
<i>Nuculoceras</i>							—	—					
<i>Richardsonites</i>							—	—					
<i>Paracravenoceras</i>							—	—					
<i>Zephyroceras</i>							—	—					
<i>Euroceras</i>							—	—					
<i>Cravenoceratoides</i>							—	—					
<i>Stenoglaphyrites</i>							—	—					
<i>Pseudoglaphyrites</i>							—	—					
<i>Proshumardites</i>							—	—					
<i>Stenopronorites</i>							—	—					
<i>Syngastrioceras</i>							—	—					
<i>Glaphyrites</i>							—	—					→

Таблица 3. Продолжение

Род	Индекс	Tn1-2	Tn3	V1	V2	V3	S1	S2	B1	B2	M	K	Gz
<i>Orulganites</i>													
<i>Kayutoceras</i>													
<i>Parayakutoceras</i>													
<i>Aldanites</i>													
<i>Mezorulganites</i>													
<i>Yanshinoceras</i>													
<i>Anthraceratoides</i>													
<i>Gaitherites</i>													
<i>Pseudobisatoceras</i>													
<i>Pseudopronorites</i>													
<i>Phanerocheras</i>													
<i>Eoparalegoceras</i>													
<i>Aclistoceras</i>													
<i>Shuichengoceras</i>													
<i>Dimorphoceratoides</i>													
<i>Gastrioceras</i>													
<i>Diaboloceras</i>													
<i>Donetzoceras</i>													
<i>Neiococeras</i>													
<i>Bisatoceras</i>													
<i>Wiedeyoceras</i>													
<i>Neogastrioceras</i>													
<i>Clistoceras</i>													
<i>Politoceras</i>													
<i>Trettinoceras</i>													
<i>Paralegoceras</i>													
<i>Eoschistoceras</i>													
<i>Christioceras</i>													
<i>Winslowoceras</i>													
<i>Eowellerites</i>													
<i>Wellerites</i>													
<i>Mangeroceras</i>													
<i>Gonioloboceratoides</i>													
<i>Luganoceras</i>													
<i>Aktubites</i>													
<i>Maximites</i>													
<i>Gonioglyphioceras</i>													
<i>Pseudoparalegoceras</i>													
<i>Neodimorphoceras</i>													
<i>Metapronorites</i>													
<i>Boesites</i>													
<i>Somoholites</i>													
<i>Neoglaphyrites</i>													
<i>Agathiceras</i>													
<i>Owenoceras</i>													
<i>Pennoceras</i>													
<i>Eupleuroceras</i>													
<i>Wewokites</i>													
<i>Gleboceras</i>													
<i>Yakutoglaphyrites</i>													
<i>Eothalassoceras</i>													
<i>Dunbarites</i>													
<i>Trochilioceras</i>													
<i>Paraschistoceras</i>													

Таблица 3. Окончание

Род	Индекс	Tn1-2	Tn3	V1	V2	V3	S1	S2	B1	B2	M	K	Gz
<i>Schistoceras</i>													
<i>Gonioloboceras</i>													
<i>Preshumardites</i>													
<i>Parashumardites</i>													
<i>Subkargalites</i>													
<i>Promarathonites</i>													
<i>Prouddenites</i>													
<i>Uddenites</i>													
<i>Emilites</i>													→
<i>Daixites</i>													→
<i>Eoasianites</i>													→
<i>Prothalassoceras</i>													→
<i>Neoaganides</i>													→
<i>Uddenoceras</i>													→
<i>Prehoffmannia</i>													
<i>Pseudoaktubites</i>													
<i>Shumardites</i>													
<i>Eoshumardites</i>													
<i>Hypershumardites</i>													
<i>Marathonites</i>													
<i>Eovidrioceras</i>													
<i>Pinnoceras</i>													
<i>Vidrioceras</i>													
<i>Aristoceras</i>													
<i>Cardiella</i>													→
<i>Neopronorites</i>													→
<i>Artinskia</i>													→
<i>Almites</i>													→

Таблица 4. Стратиграфическое распространение аммоноидей в перми

Отдел		Нижний			Средний			Верхний		
Ярус		Асс.	Сак.	Арт.	Кунг.	Роуд.	Ворд.	Кэпт.	Джул.	Дор.
Род	Индекс	A	S	Ar	Kg	R	W	C	Dz	Dr
<i>Glaphyrites</i>		=====								
<i>Neoglaphyrites</i>		=====								
<i>Aristoceras</i>		=====								
<i>Shikhanites</i>		=====								
<i>Protopopanoceras</i>		=====								
<i>Mescalites</i>		=====								
<i>Boesites</i>		=====	=====							
<i>Somoholites</i>		=====	=====							
<i>Emilites</i>		=====	=====							
<i>Daixites</i>		=====	=====							
<i>Eoasianites</i>		=====	=====							
<i>Juresanites</i>		=====	=====							
<i>Svetlanoceras</i>		=====	=====							
<i>Bulunites</i>		=====	=====							
<i>Subperrinites</i>		=====	=====							
<i>Tabantalites</i>		=====	=====							
<i>Vanartinskia</i>		=====	=====							
<i>Prothalassoceras</i>		=====	=====							
<i>Properrinites</i>		=====	=====							
<i>Martoceras</i>		=====	=====							
<i>Metapronorites</i>		=====	=====	=====						
<i>Neopronorites</i>		=====	=====	=====	=====					
<i>Artinskia</i>		=====	=====	=====	=====					
<i>Almites</i>		=====	=====	=====	=====					
<i>Kargalites</i>		=====	=====	=====	=====					
<i>Cardiella</i>		=====	=====	=====	=====					
<i>Sakmarites</i>		=====	=====	=====	=====					
<i>Prostacheoceras</i>		=====	=====	=====	=====	=====	=====			
<i>Agathiceras</i>		=====	=====	=====	=====	=====	=====			
<i>Neoaganides</i>		=====	=====	=====	=====	=====	=====	=====	=====	=====
<i>Synuraloceras</i>			=====							
<i>Andrianovia</i>			=====							
<i>Parametalegoceras</i>			=====							
<i>Propopanoceras</i>			=====							
<i>Leeites</i>			=====							
<i>Nevadoceras</i>			=====	=====						
<i>Synartinskia</i>			=====	=====						
<i>Akmlilleria</i>			=====	=====	=====					
<i>Metalegoceras</i>			=====	=====	=====					
<i>Paragastrioceras</i>			=====	=====	=====					
<i>Uraloceras</i>			=====	=====	=====					
<i>Miklukhoceras</i>			=====	=====	=====					
<i>Stenolobulites</i>			=====	=====	=====	=====				
<i>Thalassoceras</i>			=====	=====	=====	=====	=====			
<i>Medlicottia</i>			=====	=====	=====	=====	=====			
<i>Crimites</i>			=====	=====	=====	=====	=====			
<i>Parapronorites</i>			=====	=====	=====	=====	=====			
<i>Propinacoceras</i>			=====	=====	=====	=====	=====	=====		
<i>Artioceras</i>				=====						
<i>Neoshumardites</i>				=====						

Таблица 4 (продолжение)

Род \ Индекс	A	S	Ar	Kg	R	W	C	Dz	Dr
<i>Paramedlicottia</i>			██						
<i>Aktubinskia</i>			██						
<i>Prosicanites</i>			██						
<i>Darvasiceras</i>			██						
<i>Pseudoschistoceras</i>			██	██					
<i>Gobioceras</i>			██	██					
<i>Pseudohalorites</i>			██	██					
<i>Metaperrinites</i>			██	██					
<i>Shyndoceras</i>			██	██					
<i>Waagenina</i>			██	██					
<i>Atsabites</i>			██	██					
<i>Artioceratoides</i>			██	██					
<i>Veruzhites</i>			██	██					
<i>Pamiropanoceras</i>			██	██					
<i>Eolegoceras</i>			██	██					
<i>Perrimetanites</i>			██	██	██				
<i>Eothinites</i>			██	██	██				
<i>Bamyaniceras</i>			██	██	██				
<i>Bransonoceras</i>			██	██	██				
<i>Neocrimites</i>			██	██	██				
<i>Parasicanites</i>			██	██	██				
<i>Perrinites</i>			██	██	██				
<i>Popanoceras</i>			██	██	██				
<i>Sosiocrimites</i>			██	██	██	██			
<i>Daraelites</i>			██	██	██	██			
<i>Neouddenites</i>				██					
<i>Suakites</i>				██					
<i>Istycoceras</i>				██					
<i>Zhonglupuceras</i>				██					
<i>Aksuities</i>				██					
<i>Tumaroceras</i>				██					
<i>Baraioceras</i>				██					
<i>Epijuresanites</i>				██					
<i>Paraperrinites</i>				██					
<i>Mapirites</i>				██					
<i>Ripernites</i>				██					
<i>Nepirrites</i>				██					
<i>Pseudoemilites</i>				██					
<i>Pamiritella</i>				██					
<i>Pamirioceras</i>				██					
<i>Pamirites</i>				██					
<i>Lianyuanoceras</i>				██					
<i>Aulacaganides</i>				██					
<i>Shaoyangoceras</i>				██					
<i>Eohyattoceras</i>				██	██				
<i>Pseudovidrioceras</i>				██	██	██			
<i>Gaetanoceras</i>				██	██	██			
<i>Aricoceras</i>				██	██	██			
<i>Sicanites</i>				██	██	██			
<i>Eumedlicottia</i>				██	██	██	██	██	
<i>Metacrimites</i>				██	██	██	██	██	
<i>Epadianites</i>				██	██	██	██	██	
<i>Hyattoceras</i>				██	██	██	██	██	
<i>Aulacogastriceras</i>					██				
<i>Glassoceras</i>					██				
<i>Pseudometalegoceras</i>					██				

Таблица 4 (продолжение)

Род \ Индекс	A	S	Ar	Kg	R	W	C	Dz	Dr
<i>Pericycloceras</i>									
<i>Daubichites</i>									
<i>Sverdrupites</i>									
<i>Spirolegoceras</i>									
<i>Anuites</i>									
<i>Erinoceras</i>									
<i>Texoceras</i>									
<i>Shuangyangites</i>									
<i>Jilingites</i>									
<i>Tongluceras</i>									
<i>Liu-zhouceras</i>									
<i>Shengoceras</i>									
<i>Elephantoceras</i>									
<i>Demarezites</i>									
<i>Chekiangoceras</i>									
<i>Epiglyphioceras</i>									
<i>Kufengoceras</i>									
<i>Lanceoloboceras</i>									
<i>Paratongluceras</i>									
<i>Epithallassoceras</i>									
<i>Altudoceras</i>									
<i>Mexioceras</i>									
<i>Paraceltites</i>									
<i>Strigogoniatites</i>									
<i>Neogeoceras</i>									
<i>Stacheoceras</i>									
<i>Adrianites</i>									
<i>Guiyangoceras</i>									
<i>Yinoceras</i>									
<i>Shouchangoceras</i>									
<i>Sang-zhites</i>									
<i>Anatsabites</i>									
<i>Aristoceratoides</i>									
<i>Sosioceras</i>									
<i>Doryceras</i>									
<i>Clinolobus</i>									
<i>Hoffmannia</i>									
<i>Metaricoceras</i>									
<i>Neoaricoceras</i>									
<i>Newellites</i>									
<i>Palermites</i>									
<i>Pseudagathiceras</i>									
<i>Sizilites</i>									
<i>Tauroceras</i>									
<i>Mongoloceras</i>									
<i>Cibolites</i>									
<i>Waagenoceras</i>									
<i>Nielsenoceras</i>									
<i>Roadoceras</i>									
<i>Angrenoceras</i>									

Таблица 4 (окончание)

Род \ Индекс	A	S	Ar	Kg	R	W	C	Dz	Dr
<i>Doulingoceras</i>							██		
<i>Cyclolobus</i>							██	██	
<i>Timorites</i>							██	██	
<i>Difuntites</i>							██	██	
<i>Xenodiscus</i>							██	██	██
<i>Neostacheoceras</i>								██	
<i>Eoaraxoceras</i>								██	
<i>Epitauroceras</i>								██	
<i>Hanieloceras</i>								██	
<i>Kingoceras</i>								██	
<i>Nodosageceras</i>								██	
<i>Anderssonoceras</i>								██	
<i>Anfuceras</i>								██	
<i>Araxoceras</i>								██	
<i>Avushoceras</i>								██	
<i>Dzhulfoceras</i>								██	
<i>Lenticoceltites</i>								██	
<i>Abadehceras</i>								██	
<i>Metagastrioceras</i>								██	
<i>Pericarinoceras</i>								██	
<i>Protoceras</i>								██	
<i>Pseudotoceras</i>								██	
<i>Retiogastrioceras</i>								██	
<i>Sundaites</i>								██	
<i>Syrdenites</i>								██	
<i>Episageceras</i>								██	██
<i>Pseudogastrioceras</i>								██	██
<i>Julfoceras</i>									██
<i>Abichites</i>									██
<i>Changhsingoceras</i>									██
<i>Dzhulfites</i>									██
<i>Iranites</i>									██
<i>Paratirolites</i>									██
<i>Pentagonoceras</i>									██
<i>Phisonites</i>									██
<i>Pleuronodoceras</i>									██
<i>Pseudotirolites</i>									██
<i>Rotodiscoceras</i>									██
<i>Schizoloboceras</i>									██
<i>Shevyrevites</i>									██
<i>Tapashanites</i>									██
<i>Meitianoceras</i>									██

ЛИТЕРАТУРА

- Андрианов В.Н. Пермские и некоторые каменноугольные аммоноидеи Северо-Востока Азии. Новосибирск: Наука, 1985. 177 с.
- Богословская М.Ф. Систематика и филогения семейств *Marathonitidae* и *Vidrioceratidae* (Ammonoidea) // Палеонтол. журн. 1978. № 1. С.53-68.
- Богословская М.Ф. Становление и развитие надсемейства *Neoicoscerataceae* // Ископаемые головоногие моллюски. М.: Наука, 1985. С.59-69.
- Богословская М.Ф. Основные пути развития и классификация позднепалеозойских аммоноидей *Marathonitaceae* и *Cyclolobaceae* // Ископаемые цефалоподы: Пути эволюции и систематика отдельных групп. М: Наука, 1990. С.70-86.
- Богословская М.Ф., Павлова Е.Е. Историческое развитие аммоноидей семейства *Spiroleceratidae* // Палеонтол. журн. 1988. № 2. С. 111-114.
- Богословская М.Ф., Устрицкий В.И., Черняк Г.Е. Пермские аммоноидеи Новой Земли // Палеонтол. журн. 1988. № 4. С.58-67.
- Богословская М.Ф., Михайлова И.А., Шевырев А.А. Система аммоноидей // Систематика и филогения беспозвоночных. М.: Наука, 1990. С.69-98.
- Захаров Е.Ф. Новые каменноугольные аммоноидеи из хр. Карачатыр (Южная Фергана) // Узбекск. геол. журн. 1971. № 3. С.91-96.
- Захаров Ю.Д. Онтогенез пермских *Progoritidae* и *Medlicottiidae* и проблема происхождения цератитов // Систематика и эволюция беспозвоночных Дальнего Востока. Владивосток, 1984. С.23-40.
- Карпинский А.П. Об аммонях артинского яруса и о некоторых сходных с ними каменноугольных формах // СПб., 1890. 192 с.
- Карпинский А.П. О нахождении в Азии *Prolesanites* и о развитии этого рода // Изв. АН. 1896. Т.4. С.179-194.
- Кротов П.И. Геологические исследования Чердынского и Соликамского Урала // Тр. Геол. ком-та. 1888. Т.6. № 1. 563 с.
- Кузина Л.Ф. О некоторых новых и малоизвестных ранневизейских (саурских) аммоноидеях // Палеонтол. журн. 1971. № 1. С.37-48.
- Кузина Л.Ф. К ревизии рода *Muensteroceras* // Палеонтол. журн. 1973. № 3. С.14-25.
- Кузина Л.Ф. Саурский комплекс раннекаменноугольных аммоноидей // Палеонтол. журн. 1974. № 4. С.18-31.
- Кузина Л.Ф. Саурские аммоноидеи // Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. 1980. Т.181. 106 с.
- Кузина Л.Ф. Динантские аммоноидеи Пай-Хоя и Южного Урала // Палеонтол. журн. в печ.
- Кузина Л.Ф., Яцков С.В. Каменноугольные аммоноидеи милинской свиты Новой Земли // Бюлл. Моск. о-ва испыт. природы. Отд. геол. 1987. Т.62. Вып.6. С.101-108.
- Левен Э.Я., Леонова Т.Б., Дмитриев В.Ю. Пермь Дарваз-Заалайской зоны Памира (фузулиниды, аммоноидеи, стратиграфия) // Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. 1992. Т.253. 204 с.
- Леонова Т.Б. Раннепермские маратонитиды (*Ammonoidea*) на Памире // Палеонтол. журн. 1982. № 3. С.25-34.
- Леонова Т.Б. Перринитиды Памира (*Ammonoidea*) // Палеонтол. журн. 1983. № 3. С.39-53.
- Леонова Т.Б. Некоторые медликоттииды (*Ammonoidea*) Памира // Ископаемые головоногие моллюски: Основные направления изучения. М.: Наука, 1985. С.70-82
- Леонова Т.Б. Новые адрианитиды (*Ammonoidea*) из нижнепермских отложений Юго-Восточного Памира // Палеонтол. журн. 1988. № 3. С.31-38.
- Леонова Т.Б. *Darvasiceratidae* - новое семейство пермских пролеканитид // Палеонтол. журн. 1990. № 3. С.104-106.
- Леонова Т.Б., Богословская М.Ф. Филогенетические связи в надсемействе *Adrianitaceae* // Ископаемые цефалоподы: Пути эволюции и систематика отдельных групп. М.: Наука, 1990. С.87-97.
- Леонова Т.Б., Дмитриев В.Ю. Раннепермские аммоноидеи Юго-Восточного Памира // Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. 1989. Т.235. 199 с.
- Либрович Л.С. Каменноугольные аммоени с Южного острова Новой Земли // Тр. Арктич. ин-та. 1938. Т.101.С.47-107.
- Либрович Л.С. Каменноугольные отложения районов р.Шартымки и верховий р. Урала // Тр. Центр. научн.-исслед. геолого-разв. ин-та. 1939. Вып.114. 38 с.
- Либрович Л.С. Аммоноидеи из каменноугольных отложений Северного Казахстана // Палеонтология СССР. М., Л.: Изд-во АН СССР, 1940. Т.4. Ч.9. Вып.1. 394 с.
- Либрович Л.С. Новая схема подразделения и корреляции карбона Донецкого бассейна (на основе распространения цефалоподовых фаун) // Матер. Всес. геол. ин-та. Общ.сер. 1946. Сб.7. С.77-90.
- Либрович Л.С. О некоторых новых группах гониатитов из каменноугольных отложений СССР // Ежегодн. Всес. палеонтол. о-ва. 1957. Т.16. С.246-272.
- Максимова С.В. Новый род *Juresanites* из семейства *Somoholitidae* // Докл. АН СССР. 1940. Т.28. № 9. С.859-861.
- Максимова С.В. Первый представитель рода *Bisatoceras* в верхнем палеозое Урала // Докл. АН СССР. 1940. Т.28. № 9. С.862-864.
- Николаева С.В. Новый род антракоцератид (*Ammonoidea*) из карбона Тянь-Шаня // Палеонтол. журн. 1990. № 3. С.108-111.
- Основы палеонтологии. Моллюски-головоногие I. Надотряд *Ammonoidea*. Аммоноидеи // М.: Изд-во АН СССР, 1962. С.243-438.
- Павлов А.М. Пермские аммоноидеи Юго-Восточного Памира // Зап. Ленингр. горн. ин-та. 1967. Т.53. Вып.2. С.69-85.
- Павлов А.М. Представители семейства адрианитид из пермских отложений Юго-Восточного Памира // Зап. Горн. ин-та. 1972. Т.68. Вып.2. С.101-114.
- Питинова А.С. Стратиграфия и аммоноидеи намура Центральных Кызылкумов и Южной Ферганы. Ташкент: ФАН, 1974. 68 с.
- Попов А.В. Новые визейские аммоноидеи Тянь-Шаня // Палеонтол. журн. 1965. № 2. С.35-49.

- Попов А.В. Визейские аммоноидеи северного Тянь-Шаня и их стратиграфическое значение. Фрунзе: Илим, 1968. 116 с.
- Попов А.В. Каменноугольные аммоноидеи Донбасса и их стратиграфическое значение // Тр. Всес. научн.-исслед. геол. ин-та. Нов. сер. 1979. Т.220. 107 с.
- Попов А.В. Гжелские аммоноидеи Средней Азии (Карачатыр) // Вопросы палеонтологии. 1992. Т.10. С.52-62.
- Попов А.В., Кузина Л.Ф. Древнейшие гониатины на Южном Урале // Палеонтол. журн. 1997. № 1. С.30-36.
- Попов Ю.Н. Новый род *Daubichites* семейства *Paragastrioceratidae* // Палеонтол. журн. 1963. № 2. С.148-150.
- Попов Ю.Н. Возраст слоев с *Yakutoceras* в Верхоянье // Учен. зап. научн.-исслед. ин-та геол. Арктики. Сер. палеонтол. и био-стратигр. 1965. Вып.7. С.67-73.
- Попов Ю.Н. Аммоноидеи // Стратиграфия каменноугольных и пермских отложений Северного Верхоянья. Тр. научн.-исслед. ин-та геол. Арктики. 1970. Т.154. С.113-140.
- Раузер-Черноусова Д.М. О некоторых каменноугольных аммонитах Ферганы // Изв. Ассоц. исслед. ин-тов при Моск. ун-те. 1928. Т.1. Вып.1-2. С.164-178.
- Руженцев В.Е. О некоторых нижнепермских аммоноидеях Актюбинского района // Бюл. Моск. о-ва испыт. природы. Отд. геол. 1933. Т.11. Вып.2. С.164-180.
- Руженцев В.Е. Палеонтологические заметки о каменноугольных и пермских аммонитах // Пробл. сов. геологии. 1936. № 12. С.1072-1088.
- Руженцев В.Е. Проблема карбона и перми // Бюл. Моск. о-ва испыт. природы. Отд. геол. 1937. Т.15. Вып.5. С.401-411.
- Руженцев В.Е. Аммонии сакмарского яруса и их стратиграфическое значение // Пробл. палеонтологии. 1938. Т.4. Ч.4. С.187-285.
- Руженцев В.Е. Новый род *Synartinskia* из семейства *Medlicottiidae* // Докл. АН СССР. 1939 а. Т.25. № 5. С.460-463.
- Руженцев В.Е. Новый род *Parashumardites* среди верхнекаменноугольных аммонитов Северной Америки // Докл. АН СССР. 1939 б. Т.23. № 8. С.850-852.
- Руженцев В.Е. Опыт естественной систематики некоторых верхнепалеозойских аммоноидей // Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. 1940а. Т.11. Вып.3. 134 с.
- Руженцев В.Е. О семействе *Adrianitidae* Schindewolf // Докл. АН СССР. 1940б. Т.26. № 8. С.845-848.
- Руженцев В.Е. К вопросу о таксономическом положении некоторых верхнепалеозойских аммонитов // Докл. АН СССР. 1940в. Т.28. № 3. С.284-288.
- Руженцев В.Е. Новый род *Aristoceras* из верхнекаменноугольных отложений Урала // Докл. АН СССР. 1940г. Т.27. № 5. С.524-528.
- Руженцев В.Е. Новый представитель рода *Artinskia* из артинского яруса // Докл. АН СССР. 1940д. Т.28. № 5. С.474-476.
- Руженцев В.Е. Новый верхнекаменноугольный род *Daixites* из семейства *Medlicottiidae* Karpinsky // Докл. АН СССР. 1941. Т.30. № 9. С.874-877.
- Руженцев В.Е. Систематика семейства *Medlicottiidae* Karpinsky // Докл. АН СССР. 1947а. Т.56. № 6. С.639-642.
- Руженцев В.Е. Представители семейства *Dimorphoceratidae* Hyatt в каменноугольных отложениях Урала // Докл. АН СССР. 1947б. Т.56. № 5. С.521-524.
- Руженцев В.Е. Новый род из семейства *Cheiloceratidae* в намюрских отложениях Урала // Докл. АН СССР. 1947в. Т.57. № 3. С.281-284.
- Руженцев В.Е. Систематика и эволюция семейств *Pronoritidae* Fresh и *Medlicottiidae* Karpinsky // Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. 1949а. Т.19. 206 с.
- Руженцев В.Е. Некоторые новые намюрские аммониты из Актюбинской области // Докл. АН СССР. 1949б. Т.67. С.737-740.
- Руженцев В.Е. Верхнекаменноугольные аммониты Урала // Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. 1950. Т.29. 220 с.
- Руженцев В.Е. Нижнепермские аммониты Южного Урала. I. Аммониты сакмарского яруса // Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. 1951. Т.33. 188 с.
- Руженцев В.Е. Биостратиграфия сакмарского яруса в Актюбинской области Казахской ССР // Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. 1952а. Т.42. 90 с.
- Руженцев В.Е. Новый род *Eoschistoceras* из семейства *Schistoceratidae* // Докл. АН СССР. 1952б. Т.83. № 6. С.913-916.
- Руженцев В.Е. О семействе *Cyclolobidae* Zittel // Докл. АН СССР. 1955а. Т.103. № 4. С.701-703.
- Руженцев В.Е. К вопросу о происхождении семейства *Shumarditidae* // Докл. АН СССР. 1955б. Т.103. № 6. С.1107-1110.
- Руженцев В.Е. Нижнепермские аммониты Южного Урала. 2. Аммониты артинского яруса // Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. 1956а. Т.60. 274 с.
- Руженцев В.Е. О некоторых новых родах аммоноидей // Докл. АН СССР. 1956б. Т.107. № 4. С.158-161.
- Руженцев В.Е. Филогенетическая система палеозойских аммоноидей // Бюлл. Моск. об-ва испыт. природы. Отд. геол. 1957. Т.32. Вып.2. С.49-64.
- Руженцев В.Е. Два новых рода гониатитов в нижнем намюре Южного Урала // Докл. АН СССР. 1958. Т.122. № 2. С.293-296.
- Руженцев В.Е. Классификация надсемейства *Otocerataceae* // Палеонтол. журн. 1959. № 2. С.56-67.
- Руженцев В.Е. Принципы систематики, система и филогения палеозойских аммоноидей // Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. 1960а. Т.83. 331 с.
- Руженцев В.Е. Новый род семейства *Rorapoceratidae* // Палеонтол. журн. 1960б. № 2. С.110-113.
- Руженцев В.Е. Интересные находки каменноугольных аммоноидей // Палеонтол. журн. 1960в. № 4. С.142-143.
- Руженцев В.Е. Первые аммоноидеи из пермских отложений Верхоянья // Палеонтол. журн. 1961. № 2. С.50-63.
- Руженцев В.Е. Надотряд *Ammonoidea*. Систематическая часть // Основы палеонтологии. Моллюски-головоногие I. М.: Изд-во АН СССР, 1962. С.334-438.
- Руженцев В.Е. Основные комплексы аммоноидей каменноугольного периода // Палеонтол. журн. 1965. № 2. С.3-17.

- Руженцев В.Е. О семействах Paragastrioceratidae и Spirolegoceratidae // Палеонтол. журн. 1974а. № 1. С.19-29.
- Руженцев В.Е. О позднекаменноугольных аммоноидеях Русской платформы и Приуралья // Палеонтол. журн. 1974б. № 3. С.32-46.
- Руженцев В.Е. Аммоноидеи и хроностратиграфия карбона Восточной Сибири // Палеонтол. журн. 1975. № 2. С.28-45.
- Руженцев В.Е. Ассельские аммоноидеи на Памире // Палеонтол. журн. 1978. № 1. С.36-52.
- Руженцев В.Е., Богословская М.Ф. Ревизия семейства Dimorphoceratidae // Палеонтол. журн. 1969а. № 1. С.51-66.
- Руженцев В.Е., Богословская М.Ф. Башкирский или каляльский ярус? // Докл. АН СССР. 1969б. Т.189. № 6. С.1332-1335.
- Руженцев В.Е., Богословская М.Ф. Ревизия надсемейства Goniatitaceae // Палеонтол. журн. 1970. № 4. С.52-65.
- Руженцев В.Е., Богословская М.Ф. О семействе Нотосератиды // Палеонтол. журн. 1971а. № 4. С.17-34.
- Руженцев В.Е., Богословская М.Ф. Намюрский этап в эволюции аммоноидей: Ранненамюрские аммоноидеи // Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. 1971б. Т.133. 382 с.
- Руженцев В.Е., Богословская М.Ф. О семействе Reticuloceratidae и смежных таксонах // Палеонтол. журн. 1975. № 1. С.46-61.
- Руженцев В.Е., Богословская М.Ф. Намюрский этап в эволюции аммоноидей: Поздненамюрские аммоноидеи // Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. 1978. Т.167. 339 с.
- Руженцев В.Е., Ганелин В.Г. Руководящие среднекаменноугольные аммоноидеи на Омолонском массиве // Палеонтол. журн. 1971. № 1. С.49-61.
- Туманская О.Г. О представителях нового рода *Crimites* в пермских отложениях // Ежегодн. Всерос. палеонтол. о-ва. 1937а. Т.11. С.146-147.
- Туманская О.Г. О представителях семейства *Adrianitidae* Schindewolf // Бюл. Моск. о-ва испыт. природы. Отд. геол. 1937б. Т.15. Вып.4. С.375-378.
- Туманская О.Г. О некоторых новых родах сем. *Roranoceratidae* Hyatt // Сов. геол. 1938а. № 12. С.106-108.
- Туманская О.Г. О новом роде *Tauroceras* из пермских отложений Крыма и Сицилии // Сов. геол. 1938б. № 8-9. С.145.
- Туманская О.Г. К вопросу о параллелизации пермских отложений СССР с отложениями других стран // Бюл. Моск. о-ва испыт. природы. Отд. геол. 1939. Т.17. Вып.2-3. С.17-27.
- Туманская О.Г., Борнеман Б.А. О пермских аммоноидеях Дарваза // Бюл. Моск. о-ва испыт. природы. Отд. геол. 1937. Т.15. Вып.2. С.104-118.
- Чернов А.А. Артинский ярус. IV. Аммоидеи бассейнов Яйвы, Косьвы и Чусовой. Вып.1. Введение. Обзор исследованной местности. *Prolesanitidae* // Бюл. Моск. о-ва испыт. природы. Нов. сер. 1907. Т.20 № 3,4. С.270-401.
- Шевырев А.А. Надотряд Ammonoidea // Развитие и смена морских организмов на рубеже палеозоя и мезозоя. М.: Изд-во АН СССР, 1965. С.166-182.
- Шевырев А.А. Триасовые аммоноидеи юга СССР // Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. 1968. Т.119. 272 с.
- Шевырев А.А., Ермакова С. К систематике цератитов // Палеонтол. журн. 1979. № 1. С.52-58.
- Bando Y. Upper Permian and Lower Triassic ammonoids from Abadeh, Central Iran // Mem. Fac. Educat. Kagawa Univ. 1979. Pt. 2. V.29. № 2. P.103-138.
- Bartsch K., Weyer D. Die unterkarbonische Ammonoidea-Tribus Pseudarietini // Abhandl. Ber. Naturkd. Vorges. Magdeburg. 1987. 13. S.59-68.
- Bartsch K., Weyer D. Die unterkarbonische Ammonoidea-Subfamilie Karagandoceratinae // Freiburg. Forsch. Leipzig. 1988. H.C419. S.130-142.
- Bartsch K., Weyer D. *Voehringierites* Manger, 1971 (Ammonoidea) im Untertournoi des Thüringischen Schiefergebirges // Abhandl. Ber. Naturk. Magdeburg. 1996. № 19. S.73-81.
- Becker R.Th. Anoxia, eustatic changes, and Upper Devonian to Lowermost Carboniferous global ammonoid diversity // The Ammonoidea: Environment, Ecology and Evolutionary Change. Clarendon Press, 1993a. P.115-163 (Syst. Assoc. Spec. V.47).
- Becker R.Th. Analysis of ammonoid palaeogeography in relation to the global Hangenberg (terminal Devonian) and Lower Alum Shale (Middle Tournaisian) events // Ann.Soc. géol. Belgique. 1993b. T.115. Fasc.2. P.459-473.
- Becker R.Th., Kullmann J. Paleozoic ammonoids in space and time // Ammonoid paleobiology. N.Y.: Plenum Press, 1996. P.711-753.
- Bisat W.S. The Carboniferous goniatites of the north of England and their zones // Proc. Yorkshire Geol. Soc. New ser. 1924. V.20. Pt.1. P.40-124.
- Bisat W.S. The Carboniferous goniatite zones of England and their equivalents // Congr. stratigr. carbonifère. Heerlen, 1928. P.117-133.
- Bisat W.S. The goniatite succession at Cowdale Clough, Barnoldswick, Yorkshire // Trans. Leeds Geol. Assoc. 1952. V.6. Pt.4. P.155-181.
- Boardman D.R., Work D.M., Mapes R.H., Barrick J.E. Biostratigraphy of Middle and Late Pennsylvanian (Desmoinesian - Virgilian) ammonoids // Bull. Kansas Geol. Surv. 1994. № 232. P.1-121.
- Böse E. The Permo-Carboniferous ammonoids of the Glass Mountains, West Texas, and their stratigraphical significance // Bull. Univ. Texas. 1917. № 1762. P.1-241.
- Bouckaert J., Higgins A.C. La base du Namurien dans le bassin de Dinant // Bull. Soc. belge géol., paléontol. et hydrol. 1964. T.72. Fasc.2. P.106-122.
- Brüning K. Beiträge zur Kenntnis des Rheinisch-westfälischen Unterkarbons // Geol. Arch. 1923. S.1-59.
- Campbell K.S.W., Brown D.A., Coleman A.R. Ammonoids and the correlation of the Lower Carboniferous rocks of eastern Australia // Alcheringa. 1983. V.7. P.75-123.
- Chao King-koo. Permian cephalopods from Tanchiashan, Hunan // Acta palaeontol. sinica. 1954. V.2. № 1. P.1-58.
- Chao King-koo. Some Permian ammonoids from Kwangsi and their significance // Acta palaeontol. sinica. 1955. V.3. № 2. P.135-158.
- Davis R.A., Furnish W.M., Glenister B.F. Mature modification and dimorphism in Late Paleoc-

- zoic ammonoids // Intern. Union Geol. Sci. Ser.A. 1969. № 1. P.101-110.
- Delépine G. Goniatites nouvelles du Carbonifère des confins algéro-marocains du Sud // Ann. Soc. géol. Nord. 1939. T.64. P.28-38.
- Diener C. Permian fossils of the Central Himalayas // Paleontol. indica. Ser.15. 1903. Himalayan fossils. V.1. Pt.5. P.1-204.
- Elias M.K. Studies of Late Paleozoic ammonoids. Part 3. *Properrinites plummeri* Elias n. gen. et sp. from Late Paleozoic rocks of Kansas // J. Paleontol. 1938. V.12. № 1. P.101-105.
- Elias M.K. Upper Mississippian and Lower Pennsylvanian formations of south-central Oklahoma // Petrol. Geol. southern Oklahoma. 1956. V.1. P.56-134.
- Foord A.H. Monograph of the Carboniferous Cephalopoda of Ireland // Palaeontogr. Soc. London. 1897-1903. V.51. P.1-234.
- Frech F. Lethaea geognostica. Th. 1. Lethaea palaeozoica. Berlin, 1897-1902. B.2. 788 S.
- Frest T. J., Glenister B.F., Furnish W.M. Pennsylvanian - Permian Cheiloceratacean ammonoid families Maximitidae and Pseudohaloritidae // J.Paleontol.1981.V.55. № 3. P.1-46.
- Furnish W.M. Ammonoids of the Upper Permian *Cyclolobus*-Zone // N.Jb. Geol. Paläontol. Abhandl. 1966. B.125. S.265-296.
- Furnish W.M., Beghtel F.W. A new Desmoinesian ammonoid genus from Oklahoma // Oklahoma Geol.Notes. 1961. V.21. № 11. P.289-293.
- Furnish W.M., Glenister B.F. Permian Gonioloboceratidae (Ammonoidea) // Paleozoic Perspectives: A Paleontological Tribute to G.Arthur Cooper. Smiths. Contrib. Paleobiology. 1971. № 3. P.301-312.
- Furnish W.M., Knapp W.D. Lower Pennsylvanian fauna from Eastern Kentucky. Part 1. Ammonoids // J.Paleontol.1966.V.40. № 2. P.296-308.
- Furnish W.M., Manger W.L. Type Kinderhook ammonoids // Proc. Iowa Acad. Sci. 1973. V.80. P.15-24.
- Gemmellaro G.G. La fauna dei calcari con *Fusulina* della valle del fiume Sosio nella provincia di Palermo // Giorn.Sci. Natur. Econ. 1887. V.19. P.1-106.
- Girty G.H. The fauna of the Caney shale of Oklahoma // Bull. US Geol. Surv. 1909. № 377. P.1-106.
- Glenister B.F., Furnish W.M. Permian ammonoids // The Ammonoidea. London; N.Y.: Acad. Press, 1981. P.49-64 (Syst. Assoc. Spec. V.18).
- Glenister B.F., Furnish W.M. New Permian representatives of ammonoid superfamilies Marathonitaceae and Cyclolobaceae // J. Paleontol. 1987. V.61. № 5. P.982-990.
- Glenister B.F., Furnish W.M. Terminal progenesis in Late Paleozoic ammonoid families // Cephalopods - Present and Past. Stuttgart: Schweizerbart, 1988a. P.51-66.
- Glenister B.F., Furnish W.M. Patterns in stratigraphic distribution of Popanocerataceae, Permian ammonoids // Lethaea. 1988b. V.69. № 1-2. P.43-71.
- Gordon M. Mississippian cephalopods of Northern Alaska // US Geol. Surv. Prof. Pap. 1957. № 283. P.1-61.
- Gordon M. Some American Midcontinent Carboniferous cephalopods // J. Paleontol. 1960. V.34. № 1. P.133-151.
- Gordon M. Carboniferous cephalopods of Arkansas // US Geol. Surv. Prof. Pap. 1964. № 460. P.1-322.
- Gordon M. Late Kinderhookian (Early Mississippian) ammonoids of the western United States // Paleontol. Soc. Mem. 1986. № 19.P. 1-36.
- Grabau A.W. Stratigraphy of China. Part 1. Palaeozoic and older // China Geol. Surv. 1923-1924. 528 p.
- Haan G. Monographie ammoniteorum et goniatiteorum // Leyden, 1825. 168 p.
- Haniel C.A. Die Cehalopoden der Dyas von Timor // Paläontol. von Timor. 1915. Lief.3. Abh.6. S.1-153.
- Higgins A.C., Wagner-Gentis C.H.T. Conodonts, goniatites and the biostratigraphy of the earlier Carboniferous from the Cantabrian Mountains, Spain // Palaeontology. 1982. V.25. Pt.2. P.313-350.
- Hodson F. A new species of *Dimorphoceras* from the *Homoceras* zone of the Irish Millstone Grit // Ann. Mag. Natur. Hist. Ser.12. 1954. V.7. № 77. P.362-366.
- Hodson F. Marker horizons in the Namurian of Britain, Ireland, Belgium and Western Germany // Publ. Assoc. Étude Paléontol. Bruxelles. 1957. № 24. P.1-26.
- Hudson R.G.S. The Mirk Fell Beds (Namurian, E2) of Tan Hill, Yorkshire // Proc. Yorkshire Geol. Soc. 1941. V.24. Pt.4. P.259-289.
- Hyatt A. Genera of fossil cephalopods // Proc. Boston Soc. Natur. Hist. 1884. V.22. Pt.3. P.253-339.
- Hyatt A. Cephalopoda // Text-book of palaeontology. London - N.Y., 1900. P.502-604.
- Karpinsky A. On a new species of ammonoid of the family Medicottinae; on the relationship between genera of this family, and on the ontogeny and phylogeny of Prolecanitidae // Ежегодн. Русск. палеонтол. о-ва. 1926. T.4. С.1-19.
- Kittl E. *Entogonites*, eine Cephalopodengattung aus dem bosnischen Kulm // Verhandl. geol. Reichsanst. 1904. № 14. S.1-322.
- Korn D. Oberdevonische Goniatiten mit dreieckigen Innenwindungen // N. Jb. Geol. Paläontol. Mh. 1988a. H.10. S.605-610.
- Korn D. Die Goniatiten des Kulmplattenskalkes (Cephalopoda, Ammonoidea; Unterkarbon; Rheinisches Schiefergebirge) // Geol. u. Palaeontol. in Westfalen. 1988b. H.11. S.1-293.
- Korn D. The ammonoid faunal change near the Devonian-Carboniferous boundary // Ann. Soc. géol. Belgique. 1993a. T.115. Fasc.2. P.581-593.
- Korn D. Stratigraphie und Fossilführung der Vise/Namur Aufschlüsse am Bau der A46 bei Arnsberg, Westfalen // Geol. u. Palaeontol. in Westfalen. 1993b. H.23. S.35-50.
- Korn D. Devonische und karbonische Prionoceraten (Cephalopoda, Ammonoidea) aus dem Rheinischen Schiefergebirge // Geol. u. Palaeontol. in Westfalen. 1994. H.30. S.1-85.
- Korn D. Revision of the Late Visean goniatite stratigraphy // Ann. Soc. géol. Belgique. 1996. T.117. Fasc.1. P.205-212.
- Korn D. The Palaeozoic ammonoids of the South Portuguese Zone // Mem. Inst. geol. e mineiro, Lisboa. 1997. № 33. P.1- 131.
- Kukuk P. Geologie des Niederrheinisch-Westfälischen Steinkohlengebietes. Berlin: Springer, 1938. 707 S.

- Kullmann J. Die Goniatiten des Unterkarbons im Kantabrischen Gebirge (Nordspanien) // N.Jb. Geol. Paläontol. Abh. 1961. B.113. H.3. S.219-326.
- Kullmann J. Die Goniatiten der Namur-Stufe (Oberkarbon) im Kantabrischen Gebirge, Nordspanien // Abhandl. math.-naturwiss. Kl. Akad. Wiss. und Liter. 1962. № 6. S.259-377.
- Kullmann J. Die Goniatiten des Unterkarbons im Kantabrischen Gebirge (Nordspanien). 2. Palaeontologie des U.O. Prolecanitina Miller et Furnish. Die Alterstellung der Faunen // N. Jb. Geol. Palaeontol. Abh. 1963. B.116. H.3. S. 269-324.
- Kullmann J. Carboniferous goniatites // The Ammonoidea. London; N.Y.: Acad. Press, 1981. P.49-64 (Syst. Assoc. Spec. V.18).
- Kullmann J., Korn D., Weyer D. Ammonoid zonation of the Lower Carboniferous subsystem // Cour. Forsch. Inst. Senckenberg. 1990. № 130. P.127-131.
- Liang Xiluo. Early Permian cephalopods from north-western Gansu and western Nei Mongol // Acta palaeontol. sinica. 1981. V.20. № 6. P.485-500.
- Liang Xiluo. Some Early Permian ammonoids from Jilin and Nei Mongol // Acta palaeontol. sinica. 1982. V.21. № 6. P.645-658.
- Liang Xiluo, Wang Mingqian. Carboniferous cephalopods of Xinjiang // Palaeontol. sinica. New Ser. B. 1991. № 27. P.1-171.
- Malinky J.M., Mapes R.H. A new ferganoceratin ammonoid from the Mississippian (Lower Chesterian) of Arkansas // J. Paleontol. 1982. V.56. № 2. P.308-314.
- Manger W.L. The Mississippian ammonoids *Karagandoceras* and *Kazakhstania* from Ohio // J. Paleontol. 1971. V.45. № 1. P.33-39.
- Manger W.L., Pareyn C. New Carboniferous dimorphoceratid ammonoids from Algeria and Arkansas // J. Paleontol. 1979. V.53. № 3. P.657-665.
- Manger W.L., Saunders W.B. Lower Pennsylvanian (Morrowan) ammonoids from the North American Midcontinent // J. Paleontol. 1980. V.54. Suppl.to № 3. Paleontol. Soc. Mem. 10. P.1-56.
- Matthews S.C. A new cephalopod fauna from the Lower Carboniferous of east Cornwall // Palaeontology. 1970. V.13. Pt.1. P.113-131.
- McCaleb J.A. The goniatite fauna from the Pennsylvanian Winslow Formation of northwest Arkansas // J. Paleontol. 1963. V.37. № 4. P.867-888.
- McCaleb J.A. Two new genera of Lower Pennsylvanian ammonoids from northern Arkansas / Oklahoma Geol. Notes. 1964. V.24. № 10. P.233-237.
- McCaleb J.A. Lower Pennsylvanian ammonoids from Bloyd Formation of Arkansas and Oklahoma // Geol. Soc. Amer. Spec. Pap. 1968. № 96. P.1-123.
- McCaleb J.A., Quinn J.H., Furnish W.M. Girtyoceratidae in the Southern Midcontinent // Oklahoma Geol.Surv.Circul. 1964. № 67. P.1-41.
- Mikesh D.L., Glenister B.F., Furnish W.M. *Stenobulites* n. gen., Early Permian ancestor of predominantly Late Permian paragastrioceratid subfamily Pseudogastrioceratinae // Univ. Kansas. Paleontol. Contrib. 1988. Pap.123. P.1-19.
- Miller A.K. A new ammonoid fauna of Late Paleozoic age from Western Texas // J.Paleontol. 1930. V.4. № 4. P.383-412.
- Miller A.K. A Pennsylvanian cephalopod fauna from south-central New Mexico // J.Paleontol. 1932. V.6. № 1. P.59-93.
- Miller A.K. Age of the Permian limestones of Sicily // Amer. J. Sci. Ser.5. 1933. V.26. P.409-427.
- Miller A.K. *Pseudoparalegoceras*, a new genus of Carboniferous ammonoids // J. Paleontol. 1934. V.8. № 1. P.18-20.
- Miller A.K., Collinson Ch. Lower Mississippian ammonoids of Missouri // J. Paleontol. 1951. V.25. № 4. P.454-487.
- Miller A.K., Downs H.R. A cephalopod fauna from the type section of the Pennsylvanian «Winslow formation» of Arkansas // J. Paleontol. 1948. V.22. № 6. P.672-680.
- Miller A.K., Furnish W.M. Studies of Carboniferous ammonoids: Parts 1-4 // J. Paleontol. 1940. V.14. № 4. P.356-377. Parts 5-7. Ibid. № 6. P.521-543.
- Miller A.K., Furnish W.M. The classification of the Paleozoic ammonoids // J. Paleontol. 1954. V.28. № 5. P.685-692.
- Miller A.K., Furnish W.M. Permian ammonoids from Southern Arabia // J. Paleontol. 1957a. V.31. № 6. P.1043-1051.
- Miller A.K., Furnish W.M. Paleozoic Ammonoidea (Anarcestina, Goniatitina, Prolecanitina) // Treatise on invertebrate paleontology. N.Y; Lawrence: Geol. Soc. America; Univ. Kansas Press, 1957b. Pt.L. P.11-36; 47-79.
- Miller A.K., Furnish W.M., Clark D.L. Permian ammonoids from Western United States // J. Paleontol. 1957. V.31. № 6. P.1057-1068.
- Miller A.K., Owen J.B. A new Pennsylvanian cephalopod fauna from Oklahoma // J. Paleontol. 1937. V.11. № 5. P.403-422.
- Miller A.K., Parizek E.J. A Lower Permian ammonoid fauna from New Mexico // J. Paleontol. 1948. V.22. № 3. P.350-357.
- Mojsisovics E. Die Cephalopoden der mediterranen Triasprovinz // Abhandl. geol. Reichsanst. 1882. B.10. S.1-322.
- Moore E.W.J. The Carboniferous goniatite genera *Girtyoceras* and *Eumorphoceras* // Proc. Yorkshire Geol. Soc. 1946. V.25. Pt.6. P.387-445.
- Moore E.W.J., Hodson F. Goniatites from the Upper Visean shales of county Leitrim, Eire // Liverpool and Manchester Geol. J. 1958. V.2. Pt.1.P. 86-104.
- Nassichuk W.W. A morphologic character new to ammonoids portrayed by *Clistoceras* gen. nov. from the Pennsylvanian of Arctic Canada // J. Paleontol. 1967. V.41. № 2. P.237-242.
- Nassichuk W.W. Permian ammonoids from Devon and Melville Islands, Canadian Arctic Archipelago // J. Paleontol. 1970. V.44. № 1. P.77-97.
- Nassichuk W.W. Carboniferous ammonoids and stratigraphy in the Canadian Arctic Archipelago // Bull. Geol. Surv. Canada. 1975. № 237. P.1-240.
- Nassichuk W.W. Upper Permian ammonoids from the Cache Creek Group in western Canada // J.Paleontol. 1977. V.51. № 3. P.557-590.
- Nassichuk W.W., Furnish W.M. *Christioceras*, a new Pennsylvanian ammonoid from the Canadian Arctic // J. Paleontol. 1965. V.39. № 4. P.724-729.

- Nassichuk W.W., Furnish W.M., Glenister B.F. The Permian ammonoids of Arctic Canada // Bull. Geol. Surv. Canada. 1965. № 131. P.1-56.
- Nikolaeva S.V. Ammonoids from the Lower Carboniferous of the Southwest Darvaz (Central Asia) and their bearing on the interregional correlations // N.Jb. Geol. Paläontol. Abh. 1997. B.203. H.2. S.221-237.
- Noetling F. Ueber *Medlicottia* Waag. und *Episagoceras* n.g. aus den permischen und triadischen Schichten Indiens // N. Jb. Geol. Paläontol. 1904. B.19. S.334-376.
- Pareyn C. Les massifs carbonifères du Sahara Sud-Oranais. Tome 2 // Publ. centre rech. saharienn. Sér. géol. 1961. № 1. P.1-244.
- Patteisky K. Die Geologie und Fossilführung der mährisch-schlesischen Dachschiefer und Grauwackenformation // Naturwiss. Verein Troppau. 1930. 354 S.
- Pereira de Sousa F.L. Sur un nouveau genre de goniatite: *Lusitanoceras* // Bull. Soc. géol. France. 4 sér. 1924. T.23. Fasc.5-6. P.304.
- Plummer F.B., Scott G. The geology of Texas, V. 3. Upper Paleozoic ammonites in Texas // Bull.Univ.Texas. 1937. № 3701. P.1-516.
- Quinn J.H. Reevaluation of *Pygmaeoceras* // Oklahoma Geol. Notes. 1965. V.25. P.228-235.
- Ramsbottom W.H.C. Some British Carboniferous goniatites of the family Anthracoceratidae // Bull. G. Brit. Geol. Surv. 1970. № 32. P.53-60.
- Ramsbottom W.H.C. Major cycles of transgression and regression (mesothems) in the Namurian // Proc. Yorkshire Geol. Soc. 1977. V.41. Pt. 3. P.261-291.
- Renz C. Stratigraphische Untersuchungen im griechischen Mesozoicum und Palaeozoicum // Jb. geol. Reichsanst. 1910. B.60. H.3. S.421-636.
- Riley N.J. Revision of the *Beyrichoceras* ammonoid-Biozone (Dinantian), NW Europe // Newsl. Stratigr.1990. V.21. № 3. P.149-156.
- Riley N.J. A global review of mid-Dinantian ammonoid biostratigraphy // Cour. Forsch.-Inst. Senckenberg. 1990a. № 130. P.133-143.
- Riley N.J. Stratigraphy of the Worston Shale Group (Dinantian), Craven Basin, north-west England // Proc. Yorkshire Geol. Soc. 1990b. V.48. Pt.2. P. 163-187.
- Riley N.J. Mid-Dinantian ammonoids from the Craven Basin, north-west England // Spec. Pap. Palaeontology. 1996. V.93. P.1-87.
- Ruan Yiping. Devonian and Earliest Carboniferous ammonoids from Guangxi and Guizhou // Mem. Nanjing Inst. Geol. Palaeontol. 1981a. № 15. P.1-140.
- Ruan Yiping. Carboniferous ammonoid faunas from Qixun Nandan of Guangxi // Ibid. 1981b. № 15. P. 155-227.
- Saunders W.B. New goniatite ammonoid from the Late Mississippian of Arkansas // Oklahoma Geol. Notes. 1966. V.26. № 2. P.43-48.
- Saunders W.B. The Somoholitidae: Mississippian to Permian Ammonoidea // J.Paleontol.1971. V.45. № 1. P.100-118.
- Saunders W.B. Upper Mississippian ammonoids from Arkansas and Oklahoma // Geol Soc. Amer. Spec. Pap. 1973. № 145. P.1-108.
- Saunders W.B., Work D.M. Evolution of shell morphology and suture complexity in Paleozoic prblecanitids, the rootstock of Mesozoic ammonoids // Paleobiology. 1997. V.23. № 3. P.301-325.
- Schindewolf O.H. Neue Beiträge zur Kenntnis der Stratigraphie und Paläontologie des deutschen Oberdevons // Senckenbergiana. 1920. B.2. H.3-4. S. 114-129.
- Schindewolf O.H. Beiträge zur Kenntnis des Paläozoicums in Oberfranken, Ostthüringen und dem Sächsischen Vogtlande. I. Stratigraphie und Ammonoitenfauna des Oberdevons von Hof a.S. // N. Jb. Miner., Paläontol. Geol. 1923. B.49. S.250-357, 393-509.
- Schindewolf O.H. Beiträge zur Kenntnis der Cephalopodenfauna des Oberfränkisch-ostthüringischen Unterkarbons // Senckenbergiana. 1926. B.8. S.63-96.
- Schindewolf O.H. Über zwei jungpaläozoische Cephalopodenfaunen von Menorca // Abh. Gesellsch. Wiss. Göttingen. Math.-Phys. Kl. 3 Folge. 1934. H.10. S. 159-191.
- Schindewolf O.H. Über ein neues Vorkommen unterkarbonischer *Pericyclus*-Schichten im Oberharz // N. Jb. Geol. Paläontol. Abh. 1951. B.93. H.1. S. 23-116.
- Schindewolf O.H. Adolescent cephalopods from the Exshaw Formation of Alberta, Canada // J. Paleontol. 1959. V.33. № 6. P.971-976.
- Schmidt H. Die Gattung *Homoceras* (Paeckelmann «Über das Oberdevon und Unterkarbon des Südflügels der Herzkammer Mulde auf Blatt Eiberfeld») // Jb. Preuss. Geol. Landesanst. 1922. B.42. H.1. S.295-297.
- Schmidt H. Die karbonischen Goniatiten Deutschlands // Jb. Preuss. Geol. Landesanst. 1925. B.45. S.489-609.
- Schmidt H. Tierische Leitfossilien des Karbon // Gürich's Leitfossilien. 1929. Lief.6. S.1-10.
- Sheng Huabin. Lower Carboniferous ammonoid faunule from the Zhifang area, Xinjiang // Acta geol. sinica. 1984. № 4. P.284-292.
- Sheng Huabin. Late Lower Permian ammonoids of the Langcuo Formation from Angren district, South Xizang (Tibet) // Tectonic evolution of the lithosphere of the Himalayas. Prof. Pap. Xizang (Tibet). Palaeontology, Geology. Beijing, 1988. P.169-186.
- Smith J.P., Weller S. *Prodromites*, a new ammonite genus from the Lower Carboniferous // J. Geol. Soc. 1901. V.9. № 3. P.255-266.
- Spath L.F. The Eotriassic invertebrate fauna of east Greenland // Medd. Grønland. 1930. B.83. № 1. P.1-90.
- Spath L.F. Catalogue of the fossil Cephalopoda in the British Museum (Natural History). Pt.4. The Ammonoidea of the Trias. London, 1934. P.1-521.
- Spinosa C., Furnish W.N., Glenister B. F. Araxoceratidae, Upper Permian ammonoids from the Western Hemisphere // J. Paleontol. 1970. V.44. № 4. P.430-436.
- Spinosa C., Furnish W.M., Glenister B.F. The Xenodiscidae, Permian ceratitoid ammonoids // J. Paleontol. 1975. V.49. № 2. P.239-283.
- Stoyanov A.A. On the character of the boundary of Paleozoic and Mesozoic near Djulfa // Зап. Петерб. минер. о-ва. Сер.2. 1910. Ч.47. С.61-135.

- Sturgeon M.T., Windle D.L., Mapes R.H., Hoare R.D. New and revised taxa of Pennsylvanian cephalopods in Ohio and West Virginia // *J. Paleontol.* 1982. V.56. № 6. P. 1453-1470.
- Sun Y.C. The uppermost Permian ammonoids from Kwangsi and their stratigraphical significance // *Geol. Inst. Nat. Univ. Peking. 40th Anniv. Papers.* 1939. № 28. P.35-49.
- Teichert C. Two new ammonoids from the Permian of Western Australia // *J. Paleontol.* 1944. V.18. № 1. P.83-89.
- Teichert C., Kummel B., Sweet W. Permian-Triassic strata, Kuh-E-Ali Bashi, northwestern Iran // *Bull. Mus. Comp. Zool.* 1973. V.145. № 8. P.359-472.
- Teichert C., Moore R.C. Introduction // *Treatise on invertebrate paleontology.* N.Y.; Lawrence: Geol. Soc. Amer. Univ. Kansas Press. 1964. Pt.K. Mollusca 3. P.2-4.
- Termier H., Termier G. Ammonoids de l'Artinskien (=Zygarien) dans la montagne de Bamyán (Afghanistan) // *Ann. Soc. géol. Nord.* 1970. V.90. № 2. P.93-100.
- Tharalson D.B. Revision of the Early Permian ammonoid family Perrinitidae // *J. Paleontol.* 1984. V.58. № 3. P.804-833.
- Toumanský O.G. On the correlation of the Permian deposits of the USSR with the deposits of other countries // *Бюл. Моск. об-ва испыт. природы. Отд. геол.* 1939. Т.17. Вып.2-3. С.17-30.
- Treatise on invertebrate paleontology.* Pt. L. Mollusca 4. Cephalopoda. Ammonoidea; E. N.Y.; Lawrence: Geol. Soc. Amer. Univ. Kansas Press, 1957. 490 p.
- Unklesbay A.G. Pennsylvanian cephalopods of Oklahoma // *Bull. Oklahoma Geol. Surv.* 1962. № 96. P.1-150.
- Vöhringer E. Die Goniatiten der unterkarbonischen *Gattendorfia*-Stufe in Honnetal (Sauerland) // *Fortschr. Geol. Rheinl. Westf.* 1960. B.3. S.107-196.
- Waagen W. *Productus*-Limestone fossils. I. Pisces - Cephalopoda // *Palaeontol. indica. Ser.13.* 1879. V.1. Pt. 1. P.1-72.
- Waagen W. *Productus*-Limestone fossils. I. Pisces - Cephalopoda. Supplement. Specimens from the Trans-Indus continuation of the Salt Range // *Palaeontol. indica. Ser.13.* 1880. V.1. P.73-85.
- Wagner-Gentis C.H.T. Lower Namurian goniatites from the Griotte Limestone of the Cantabric mountain chain // *Notas y Communs. Inst. Geol. y Minero de España.* 1963. № 69. P.5-42.
- Wagner-Gentis C.H.T. Description of goniatites // The stratigraphy of Namurian and Westphalian rocks in the Villamanin area of Northern Leon, N.W. Spain. *Trab. Geol.* 3, Fac. Cienc. Univ. Oviedo. «The Carboniferous of Northwest Spain». 1971. P.344-353.
- Wagner-Gentis C.H.T. Goniatites from the Visean-Namurian junction beds in Palencia, NW Spain // *Scripta Geol.* 1980. № 55. P.1-43.
- Wang Mingqian. Carboniferous ammonoids from eastern Xinjiang // *Acta paleontol. sinica.* 1981. V.20. № 5. P.468-481.
- Wedekind R. Die Genera der Palaeoammonoidea (Goniatiten) // *Palaeontographica.* 1918. B.62. S.85-184.
- Weyer D. Zur Ammonoideen-Fauna der *Gattendorfia*-Stufe von Dzikowiec (Ebersdorf) in Dolny Śląsk (Niederschlesien), Polen // *Ber. geol. Ges. DDR.* 1965. B.10. H.4. S.443-464.
- Weyer D. Trilobiten und Ammonoideen aus der *Entogonites nasutus*-Zone (Unterkarbon) des Büchenbergsattels (Elbingeröder Komplex, Harz). Teil 2. Zur Phylogenie und Systematik der älteren Prolecanitina // *Geologie.* 1972a. Jahrg.21. H.3. S.318-349.
- Weyer D. Zum Alter der Ammonoideen-Faunen des Marshall-Sandsteins (Unterkarbon, Michigan, USA) // *Ber. deutsch. Ges. geol. Wiss. A. Geol. Paläontol.* 1972b. Jahrg.17. H.3. S.325-350.
- Weyer D. Ein neues Ammonoidea-Genus aus dem Untertournai des Thüringischen Schiefergebirges // *Z. geol. Wiss.* 1976. Jahrg.4. H.6. S.837-857.
- Work D.M., Mapes R.H., Thompson Th. L. A new prodromitid ammonoid genus from the Hannibal Shale (Lower Mississippian) of Missouri // *J. Paleontol.* 1988. V.62. № 5. P.772-778.
- Yabe H. Notes on some interesting fossils from South China // *Japan J. Geol., Geogr. Trans.* 1928. V.6. P.19-25.
- Yang F. Late Early Carboniferous ammonoids from Chenmazijing of Zhongning, Ningxia // *Acta paleontol. sinica.* 1986. V.25. № 3. P.260-271.
- Yang F. Early Late Carboniferous ammonoids from Zhongwei, Ningxia Autonomous Region, China // *Geoscience.* 1987. V.1. № 2. P.157-172.
- Yin T.H. Upper Palaeozoic ammonoids of China // *Palaeontol. sinica. Ser.B.* 1935. V.11. Fasc.4. P.1-44.
- Zhao Jinke. Origin, classification, evolution and distribution of the family Cyclolobidae // *Acta palaeontol. sinica.* 1980. V.19. № 2. P.79-90.
- Zhao Jinke, Liang Xiluo, Zheng Zhuoguan. Late Permian cephalopods of South China // *Palaeontol. sinica. New Ser. B.* 1978. T.154. № 12. P.1-194.
- Zhao Jinke, Zheng Zhuoguan. The Permian ammonoids from Zhejiang and Jiangxi // *Acta palaeontol. sinica.* 1977. V.16. № 2. P.219-252.
- Zheng Zhuoguan. Uppermost Permian (Changhsingian) ammonoids from western Guizhou // *Acta palaeontol. sinica.* 1981. V.20. № 2. P.107-114.
- Zhou Zuren. Distribution of the Early Permian *Pseudohalorites*-fauna (Cephalopoda) in Hunan with notes on some new genera // *Acta paleontol. sinica.* 1979. V.18. № 4. P.383-394.
- Zhou Zuren. Several problems on the Early Permian ammonoids from South China // *Palaeontol. cathayana.* 1985. № 2. P.179-209.
- Zhou Zuren, Glenister B.F., Furnish W.M., Spinosa C. Multi-episodal extinction and ecological differentiation of Permian ammonoids // *Permophiles.* 1996. № 29. P.52-62.
- Zittel K.A. Grundzüge der Paläontologie (Paläozoologie). München: Oldenbourg, 1895. S.386-435.

THE *Cravenoceras-Glaphyrites* DILEMMA: AMMONOID SUTURES VS. SHELL SHAPE IN THE MID-CARBONIFEROUS

W.B. Saunders¹ and D.M. Work²

¹Department of Geology, Bryn Mawr College, Bryn Mawr, PA 19010

²Geier Collections and Research Center, Cincinnati Museum Center, Cincinnati, OH 45202

**Дилемма *Cravenoceras-Glaphyrites*: лопастные линии против формы раковины у
раннекаменноугольных аммоноидей
У.Б.Сондерс, Д.М.Уорк**

Характерный раннекаменноугольный род *Cravenoceras* Bisat, 1930 используется с 1958 г. для проведения нижней границы намюра в Западной Европе. До начала 70-х годов к нему относили аммоноидей с гладкой раковиной, умеренно широким умбо, тонкими ламеллами и восьмилопастной линией. В 1971 г. В.Е.Руженцев и М.Ф.Богословская предложили ограничить род *Cravenoceras* формами с узкой вентральной лопастью и низким медиальным седлом. Они хорошо представлены в нижнем намюре Южного Урала и Великобритании. Новый вид этого рода - *C. bogoslovskayae* найден в сланцах Годдард (верхний честер) Оклахомы. Сходные формы, но с широкой вентральной лопастью и высоким медиальным седлом, были отнесены к роду *Glaphyrites* Ruzhencev, 1936. Впервые появившись в раннем намюре Южного Урала, глафириты получили широкое распространение в позднем карбоне-начале перми. Рассмотрен также современный статус некоторых других раннекаменноугольных родов: *Richardsonites*, *Fayettevillea*, *Stenoglaphyrites*, *Rhadinites*, *Emstites* и *Zidadarites*. Среднечестерские виды США, прежде причислявшиеся к *Glaphyrites*, отнесены к роду *Richardsonites*. Род *Fayettevillea* s. str. из среднего честера США проблематичен, поскольку основан на мелких незрелых раковинах. В зоне E распространены формы с широкой вентральной лопастью и широким умбо. Их можно рассматривать как *Fayettevillea* s. l. Предлагается ограничить род *Stenoglaphyrites* инволютными формами, сходными с типовым видом *S. involutus* (Gordon). Многочисленные виды, прежде относившиеся к этому роду, принадлежат к роду *Rhadinites*. *Emstites* Korn, 1988 и *Zidadarites* Nikolaeva, 1997 считаются проблематичными родами.

Abstract. The characteristic and common mid-Carboniferous ammonoid *Cravenoceras* Bisat, 1930 has been used to formally define the base of the Namurian Series in western Europe since 1958. This generalized form possesses a smooth, moderately umbilicate shell marked by fine growth lamellae, and has a simple 8-lobed suture. By the 1970's, *Cravenoceras* had come to include a wide range of morphologies and suture variations. In 1971, V.E.Ruzhencev and M.F.Bogoslovskaya refined the concept of the genus to be more allied with the type species, *C. malhamense* (Bisat, 1924), and restricted it to forms with sutures that possessed relatively narrow ventral lobes and prongs and a shallow median saddle. Otherwise similar forms, but with wide ventral lobes and a deep median saddle, were referred to the genus *Glaphyrites* Ruzhencev, 1936. Although they quantified these characters in a way that permitted objective definition of the two genera, the taxonomy became clouded by the recognition of a series of related genera, including *Richardsonites*, *Fayettevillea*, *Stenoglaphyrites*, *Rhadinites*, *Emstites*, and *Zidadarites*. We review the current status of these genera and revise the concept of *Glaphyrites* to more closely conform to its Upper Carboniferous type species, *G. modestus* (Böse, 1917), and name a new species of *Cravenoceras*, *C. bogoslovskayae* n. sp., from the Goddard Shale (E2) of Oklahoma. We recommend that *Stenoglaphyrites* be restricted to involute forms such as the type species, *S. involutus* (Gordon, 1965), and suggest that recognition of the genera *Emstites* and *Zidadarites* is problematic.

BACKGROUND

Until the 1970's, the record of ammonoids during the mid-Carboniferous (Namurian) was thought to have comprised about thirty genera, and to be well represented by two successions: 1) the thick, basinal (mostly shale) sequence of Great Britain; and 2) the episodically deposited shallow-shelf succession of the U.S. Ozark Shelf. The British Namurian was deemed the primary biostratigraphic reference, because it was more complete, and it had been well documented to contain a series of ammonoid-based zones, dating to the seminal work of W.S.Bisat (1924) and much refined by subsequent workers (e.g., Ramsbottom, 1977, 1978). The North American

counterpart was somewhat richer in terms of specimen numbers, preservation and endemic taxa, but its hiatus-punctuated, lateral unpredictability made it a challenge to work with (see Saunders, Ramsbottom and Manger, 1979).

In 1971 and 1978, V.E.Ruzhencev and M.F.Bogoslovskaya described the rich Namurian ammonoid succession of the South Urals. Their landmark works were based on more than 50,000 specimens including 92 genera (51 were endemic) and 280 new species, primarily from shallow shelf carbonates (see Saunders and Swan, 1984, Figs. 2-5 for comparison and range charts). These were the last monographs to which Vasily Ermolaevich Ruzhencev (1899-1978) contributed; they serve as an appropriate capstone

GREAT BRITAIN

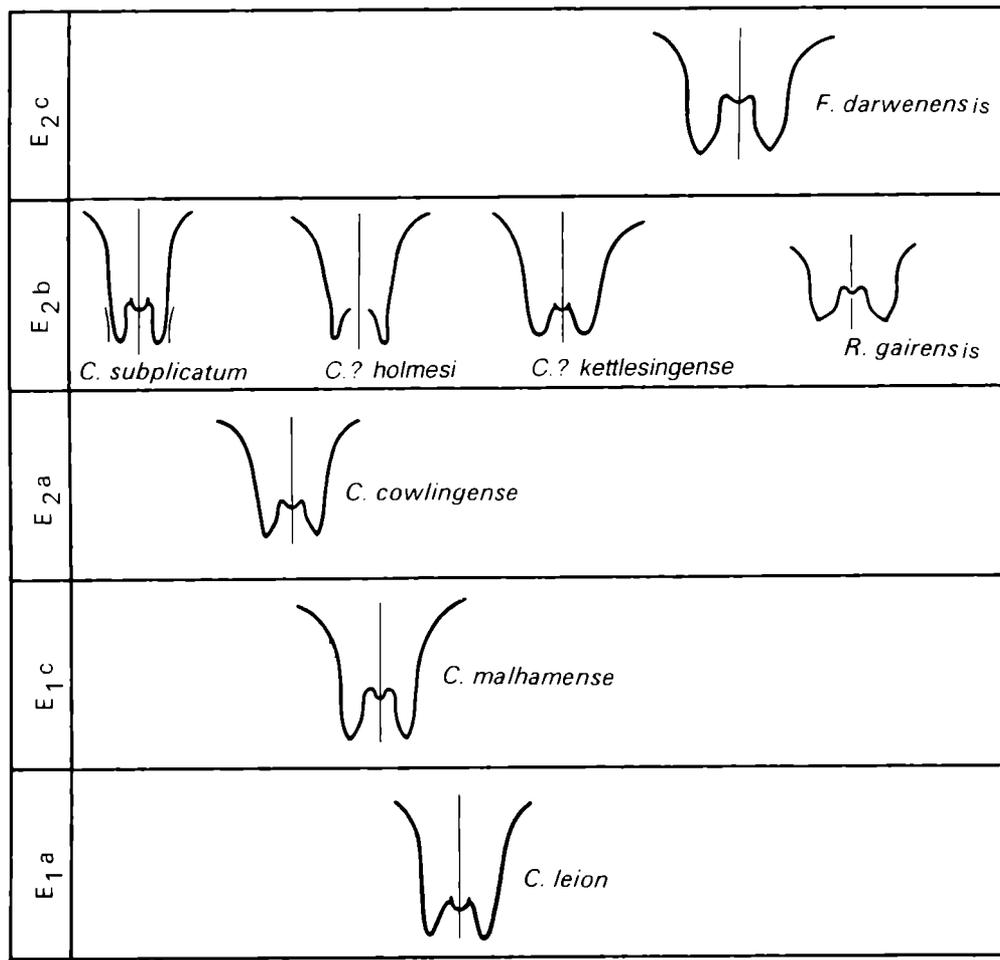


Fig.1. Distribution of species of *Cravenoceras*, *Richardsonites* and *Fayettevillea* s.l. in the Lower Namurian (*Eumorphoceras* Zones 1-2) of Britain. The ventral lobe of the external suture for each species is shown. Note that all species of *Cravenoceras* display a narrow ventral lobe (lobe width/height [wl/hl] ~ 0.5) with relatively small prongs and a shallow median saddle (saddle height/lobe height [hs/hl] = ~ 0.4). The first wide-lobed (wl/hl > 0.5) form to occur is *R. gairensis* (wl/hl ~ 1.0) in Zone E2b of Scotland and *F. darwenensis* (wl/hl ~ 0.8) in Zone E2c of England.

U.S. MIDCONTINENT

SOUTH URALS

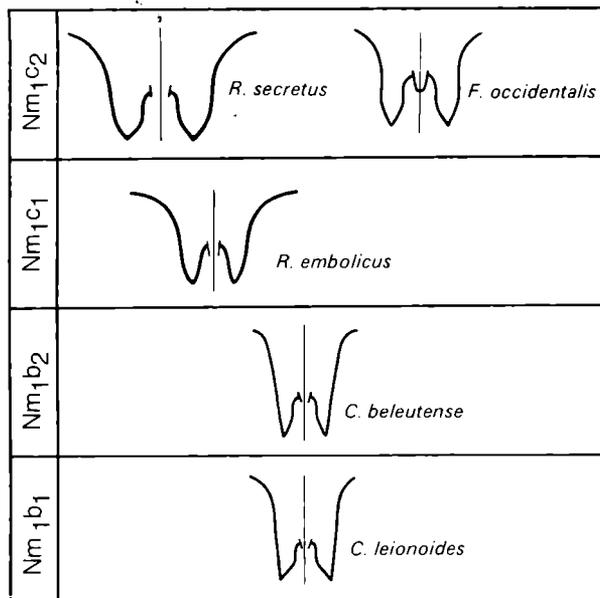
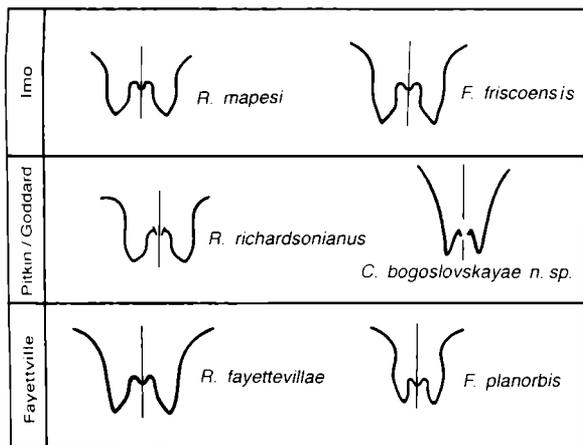


Fig.2. Distribution of species of *Cravenoceras*, *Richardsonites* and *Fayettevillea* in North American Midcontinent equivalents to the European Lower Namurian (*Eumorphoceras* Zones 1-2). Only the ventral lobes are illustrated. Note the predominance of sutures with wide lobes and prongs ($wl/hl \sim 0.9$) compared to the British species of *Cravenoceras* (see Fig. 1). Only one species of narrow-lobed *Cravenoceras* s.s. ($wl/hl \sim 0.5$) is presently known in the North American Midcontinent, *C. bogoslovskayae* n. sp., described here for the first time.

Fig.3. Distribution of species of *Cravenoceras*, *Richardsonites* and *Fayettevillea* s.l. in the Lower Namurian (Serpukhovian) of the South Urals (based on Ruzhencev and Bogoslovskaya, 1971). Only the ventral lobes are illustrated. Note that narrow lobed *Cravenoceras* ($wl/hl \sim 0.5$) is common in Zones Nm₁ b₁-2; wide-lobed forms (*Richardsonites-Glaphyrtes* [$wl/hl \sim 0.8$] complex and *Fayettevillea* s.l. [$wl/hl \sim 0.8$]) appear in Zones Nm₁c₁-2.

to a remarkable career, distinguished by impeccable quality, thoroughness, and insight.

The Namurian monographs brought to light a number of differences between the South Urals and other major Namurian successions. Foremost was the much higher level of taxonomic diversity in the South Urals faunas compared to equivalent sequences elsewhere. Although still unexplained, this was not altogether unexpected, for similarly higher diversity faunas, had also been documented in the Devonian, Upper Carboniferous and Permian (Bogoslovsky, 1969, 1971, 1978; Ruzhencev, 1950, 1951, 1952). A second puzzling aspect of the Namurian that emerged was biogeographic and biostratigraphic differences in a generalized group of species that had long been placed in the genus *Cravenoceras* (e.g., Gordon, 1965; Saunders, 1973). This common and characteristically Carboniferous clade possesses a smooth, moderately umbilicate shell marked by fine growth lamellae, and internally has a simple 8-lobed suture. Based on multivariate analysis, a *Cravenoceras-Richardsonites-Glaphyrtes* morphotype was segre-

gated (as morphotype VII) by Saunders and Swan (1984). They calculated that in life it would have had a low aperture orientation with low hydrodynamic stability and interpreted it to have been a poor swimmer, benthic in habitat, that was not restricted to particular facies (Swan and Saunders, 1987). In many faunal associations, this morph is the most common single element, far outnumbering all other taxa combined; this is particularly true in the North American Upper Carboniferous, where it seems to have thrived in both the dysaerobic (juvenile molluscan) and aerobic (mature molluscan) facies (Boardman *et al.*, 1994). This generalized form appeared rather suddenly at the end of the Viséan. Thus, it is perhaps not surprising that one of its members, *Cravenoceras leion*, would have been termed «the basement goniatite of the Namurian» by W.S Bisat (1930), and that it would come to be formally recognized by the Subcommittee on Carboniferous Stratigraphy at the fourth Heerlen Congress in 1958 as the marker for the base of the Namurian (E1a) (Bisat, 1950; Ramsbottom, Higgins and Owen, 1979).

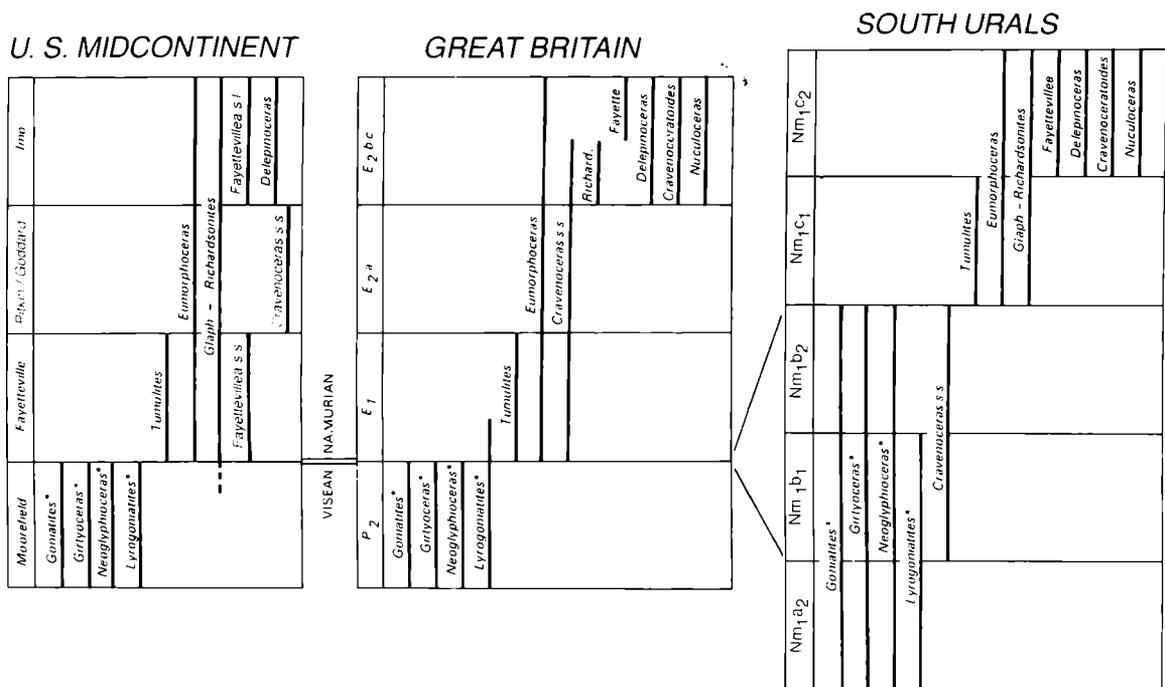


Fig.4. Stratigraphic ranges of key ammonoid genera and presumed correlations between North American, British, and South Urals Upper Viséan and Lower Namurian ammonoid successions. We have used asterisks to designate several important late Viséan/Namurian ammonoid clades proposed by Ruzhencev and Bogoslovskaya (1971): 1) *Neoglyphioceras** includes the *Neoglyphioceras-Lusitanites* complex; 2) *Goniatites** represents the *Dombarites-Pericleites*, *Lusitanoceras*, and *Neogoniatites-Hypergoniatites* complexes; 3) *Lyrogoniatites** includes *Lyrogoniatites-Pachylyrocera* (note that in the U.S. Midcontinent *Lyrogoniatites* is known only from the middle Chesterian Beech Creek Limestone of Illinois [Furnish and Saunders, 1971]); and 4) *Girtyoceras** includes the *Girtyoceras-Sulcogirtyoceras* complexes. Note that our interpretation is that South Urals zones Nm1b1 and Nm1b2 ammonoid assemblages are intermediate between the sharply contrasting Upper Viséan (*Dombarites-Lusitanoceras-Lusitanites*) and Lower Namurian (*Cravenoceras-Eumorphoceras*) assemblages in Europe and North America.

However, Ruzhencev and Bogoslovskaya (1971) pointed out that in its type region (Britain), the suture of *Cravenoceras* has distinctive, narrow ventral lobes and ventral prongs (Fig. 1); by contrast, seemingly identical shells in the North American succession have wide ventral lobes and prongs, like *Richardsonites*, *Fayettevillea* and *Glaphyrites* (Fig. 2). If these suture differences were accorded taxonomic significance, as they were by Ruzhencev and Bogoslovskaya (1971), *Cravenoceras* s.s. was extremely rare in North America, and its apparent counterpart, *Glaphyrites* s.s. was not present in Western Europe. In the South Urals, both forms occurred (Figs. 3, 4).

The purpose of the present paper is to review various aspects of this «cravenoceratid dilemma», which Ruzhencev and Bogoslovskaya (1971) must be credited with bringing to light; the solution that we propose here is not greatly different from that which they recommended. However, we present data on

sutures of type specimens from the British and North American Namurian that were previously unavailable, and we describe what we regard as the first unequivocal *Cravenoceras* s.s. from the North American Midcontinent, in a Lower Namurian (E2) assemblage from Oklahoma.

SYSTEMATIC PALEONTOLOGY

- Superfamily NEOGLYPHIOCERATACEAE
Plummer and Scott, 1937
- Family CRAVENOCERATIDAE
Ruzhencev, 1957
- Subfamily CRAVENOCERATINAE
Ruzhencev, 1957
- Genus *Cravenoceras* Bisat, 1930

Type species: *Homoceras malhamense* (Bisat, 1924), Lower Namurian (E1c), Britain.

As noted above, Ruzhencev and Bogoslovskaya (1971) demonstrated that the taxonomic concept of *Cravenoceras* as it had

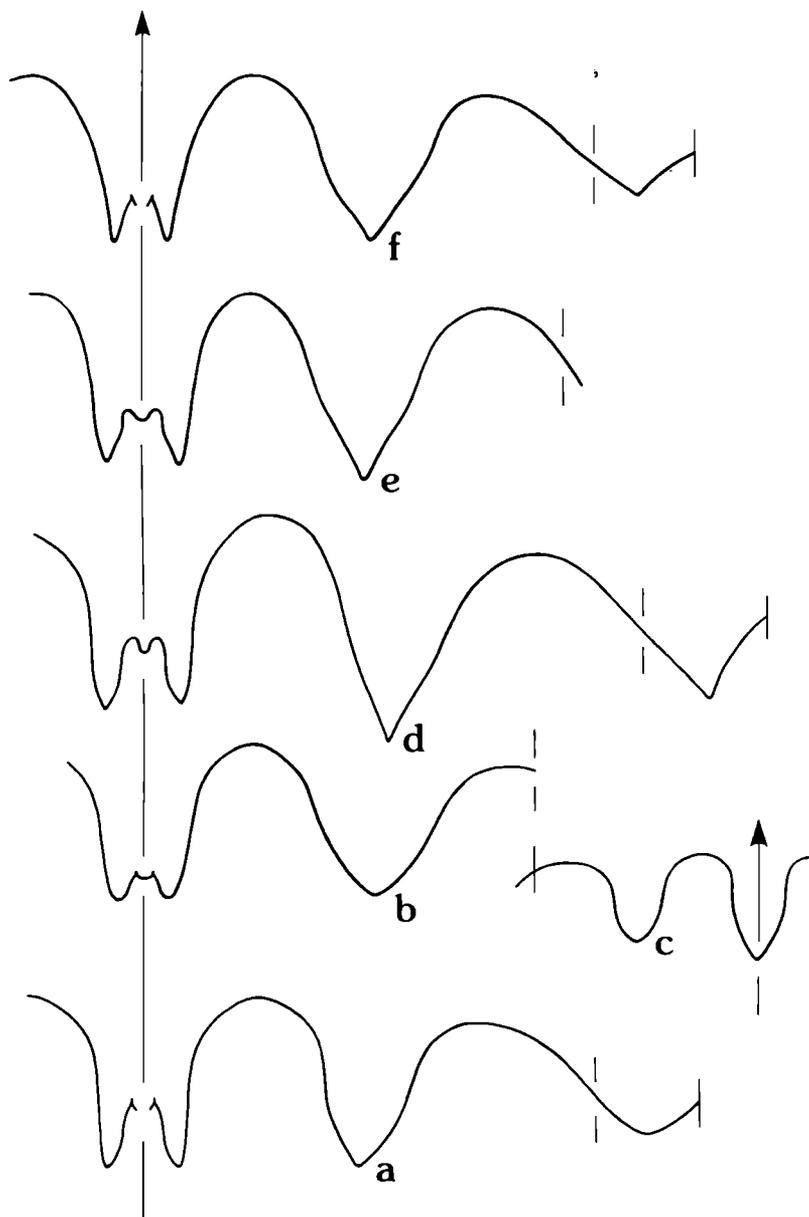


Fig.5. Sutural outlines of *Cravenoceras* s.s. Note that the mean lobe/height (wl/hl) for sutures illustrated is ~ 0.5. a, *C. leion* Bisat, 1930, topotype (SUI 60630) at 16 mm diameter (wl/hl = 0.54), upper Bowland Shales, basal Pendleian, Zone E1a, Wiswell, near Clitheroe, Lancashire, north England, X 12; b, c, d, *C. malhamense* (Bisat, 1924), Bordley Shales, upper Pendleian, Zone E1c, Moor Close Gill, Malham, Yorkshire; b, syntype (BMNH C25745) at 5 mm diameter, X25.3; c, internal suture, same specimen as previous, X25.3; d, holotype (BMNH C 25744) at 12 mm diameter (wl/hl = 0.54) (see Bisat 1924, Pl. I, figs. 1. 2, p. 106), X14.5; e, *C. cowlingsense* Bisat, 1932, (IGS 62824) at 12 mm diameter (wl/hl = 0.54), from metalype bullion, erratic block, Millstone Grit, lower Arnsbergian, E2a Zone, Keighley Churchyard, Keighley, Yorkshire, X 12.8; (see Hudson, 1941, p. 281, fig. 6a; also Yates, 1961, p. 416); f, *C. bogoslovskayae* n. sp., holotype (SUI 62436) at 18 mm diameter (wl/hl = 0.51), Goddard Shale, upper Chesterian, Zone E2a equivalent, Lake of the Arbuckles, Murray County, Oklahoma, X 12.

been applied by others had come to include essentially identical narrowly umbilicate and moderately compressed shells ($U/D \sim 0.3$, $W/D \sim 0.7$) that possessed two different sutural patterns (which they suggested also meant different evolutionary origins): one had relatively narrow ventral lobes and prongs and shallow median saddle; the other had wide

ventral lobes and prongs and a deep median saddle (Fig. 5). They condensed the concept of *Cravenoceras* to include only those forms with narrow ventral lobes (lobe width/height [wl/hl] = ~ 0.5; range 0.46-0.58) and a median saddle less than half the height of the ventral lobe (saddle height/lobe height [hs/hl] = ~ 0.4; range 0.29-0.43; Ruzhencev and Bogoslovskaya, 1971, p. 253).

This revised concept of *Cravenoceras* s.s. had an important consequence: as thus constituted, *Cravenoceras* s.s., the single most common and characteristic of Namurian ammonoids in the Pendleian and lower Arnsbergian (E1a-E2a) of Western Europe, did not occur in the North American Midcontinent. Indeed, until the present paper, not a single specimen, among tens of thousands formerly assigned to at least ten species of *Cravenoceras* s.l., could be said to belong to the genus.

We believe that the restricted definition used by Ruzhencev and Bogoslovskaya (1971, 1978) has much merit. It relies on consistent and recognizable differences in the shape of the ventral lobe that can be shown to change through time, independently of shell shape. As emended by Ruzhencev and Bogoslovskaya, *Cravenoceras* occurs in the Lower Namurian (Nm1b) in the South Urals, where it was said to have been derived from *Pachlyroceras* (uppermost Viséan; Nm1a1-a2; Ruzhencev and Bogoslovskaya, 1978, p. 50). In Europe, it marks the base of the Namurian and ranges upward through most of the *Eumorphoceras* Zone (E1a-E2b; basal Pendleian-middle Arnsbergian). All of the approximately 30 species listed by Ruzhencev and Bogoslovskaya (1971, p. 253-254) are here retained in *Cravenoceras* - we see no compelling basis for discriminating *Emstites* Korn, 1988, species of which are encompassed by Ruzhencev & Bogoslovskaya's definition of *Cravenoceras* (see below). Here, we describe the first occurrence from the North American Midcontinent, *C. bogoslovskayae* n. sp., from the Goddard Formation of Oklahoma.

Cravenoceras bogoslovskayae n. sp.
 Plate 1, figures 4-6; Figures 2, 5f.

Types. - Holotype (SUI 62436) and paratype (SUI 62437), the University of Iowa, Iowa City 52242.

Description. - *Cravenoceras bogoslovskayae* is based on two well preserved silicified internal molds of 27.5 mm and 15 mm diameter (holotype SUI 62436 and paratype SUI 62437). Conch thickly subglobose (W/D approximately 0.65) with depressed whorls (H/W, 0.6-0.65) and a deep, moderately narrow umbilicus (U/D, approximately 0.3). Whorl sections are broadly rounded across the venter and ventrolateral flanks and achieve maximum width at the umbilical shoulder. Umbilical shoulders are narrowly rounded and umbilical walls are wide and gently convex. Shell ornament consists of prominent, shingled, transverse lamellae (15/5 mm at 24 mm diameter) which are essentially straight with only a slight ventral sinus. Four shallow constrictions are weakly impressed on the flanks of the holotype, becoming progressively stronger ventrad (Pl. 1, figs. 4, 5). Constrictions are present on the internal mold, but are not expressed on the external surface of the shell. The ventral lobe is narrow (wl/hl, 0.54) with a low median saddle (hs/hl, 0.25), short, slender, bluntly pointed prongs and flanks that diverge abruptly orad into a wide, somewhat narrowly rounded first lateral saddle (Fig. 5f). The lateral lobe is V-shaped, but sinuous with swollen flanks and attenuate tip.

Dimensions (mm).

Specimen	D	U/D	H/D	W/D	H/W
Holotype SUI 62436	27.5	0.29	0.41	0.64	0.65
Paratype SUI 62437	15.0	0.27	0.40	0.68	0.59

Comparisons. - *Cravenoceras bogoslovskayae* is distinguished from all other subglobose representatives of the genus by peculiarities of the suture, particularly the ventral lobe. This is considerably more narrow (wl/hl, 0.54) and shallowly subdivided (hs/hl, 0.25) on *C. bogoslovskayae* than on other species of *Cravenoceras*, with flanks that diverge abruptly orad from the base rather than from mid flank (Figs. 5, 6).

Occurrence. - The holotype and paratype of *Cravenoceras bogoslovskayae* n. sp. were

collected from an isolated 20-meter outcrop of Goddard Shale exposed along a small ESE-trending inlet on Lake of the Arbuckles, approximately 9.3 kilometers south of Sulphur, Murray County, Oklahoma (SW-quarter Section 34, T1S, R3E, Sulphur South 7-1/2 minute quadrangle).

The undescribed assemblage from the Goddard Shale at this locality, in addition to *Cravenoceras*, includes abundant *Richardsonites richardsonianus* as well as species of

Stenoglaphyrites s.l., and *Eumorphoceras*. Precise age relationships have not been established for this assemblage. However, it closely resembles those of the Sand Branch Member of the Caney Formation and the upper Pitkin Limestone and is regarded as being equivalent to the lower Arnsbergian Stage (E2a) of the standard Namurian succession of Britain (Saunders, Manger, and Gordon, 1977).

Etymology. - The new species is named to honor Margarita Fedorovna Bogoslovskaya, Paleontological Institute of the Russian Academy of Sciences, Moscow, in recognition of her many outstanding contributions to ammonoid research.

Superfamily SOMOHOLITACEAE Ruzhencev, 1938

Family GLAPHYRITIDAE Ruzhencev and Bogoslovskaya, 1971

Subfamily GLAPHYRITININAE Ruzhencev and Bogoslovskaya, 1971

Genus *Glaphyrites* Ruzhencev, 1936

Type species: *Gastrioceras modestum* Böse, 1917, Gaptank Formation (Virgilian, Gzhelian equivalent), West Texas.

Glaphyrites had long been a catchall genus, with scores of generalized Upper Carboniferous «cravenoceratid»-like species, but distinguished by its wide ventral lobes and attenuate prongs and deep median saddle. In the context proposed by Ruzhencev and Bogoslovskaya (1971), it was redefined to accommodate wide-lobed forms with the following sutural proportions: ventral lobe width $wl/hl > 0.5$ (range 0.61-1.0, mean 0.8) and a median saddle greater than half the height of the ventral lobe ($hs/hl > 0.5$). They noted that there is a much wider range in variation in the shell shape of *Glaphyrites* compared to *Cravenoceras*, with the umbilicus of *Glaphyrites* ranging from wide to narrow. They also documented that the lobe and saddle proportions changed through time, becoming broader and deeper (mean wl/hl and hs/hl for Namurian: 0.75 and 0.52; mid-Carboniferous: 0.85 and 0.62; U. Carboniferous: 0.90 and 0.63) (Ruzhencev and Bogoslovskaya, 1971, p. 287).

Perhaps the biggest change wrought by this taxonomic approach was that what had traditionally been an Upper Carboniferous-Lower Permian taxon was now being used to accommodate wide-lobed Namurian «craveno-

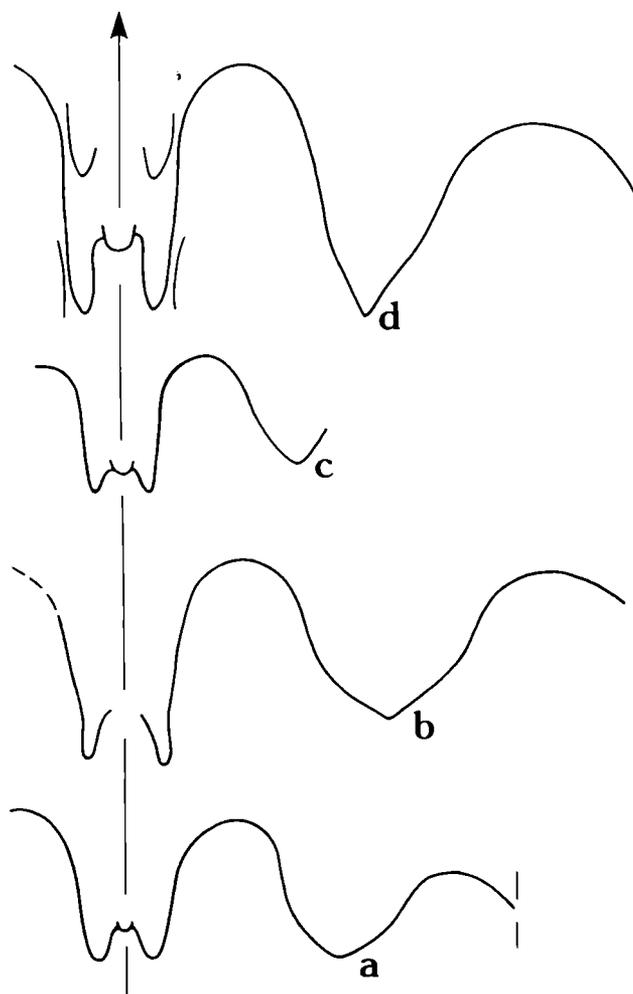


Fig.6. Suture outlines of *Cravenoceras* s.s. from the Lower Namurian of Britain. a, immature *C. ? kettleasingense* Bisat, 1932, holotype (IGS 49962), at 7 mm diameter ($wl/hl = 0.65$), Millstone Grit, Arnsbergian, E2b Zone, Tarn Beck, Caton Green, near Lancaster, Lancashire, X 19; b, *C. ? holmesi* Bisat, 1932, paratype (IGS 51438) at 7.8 mm diameter ($wl/hl = 0.51$), same locality and horizon as previous, X16.7; c, d, *C. subplicatum* Bisat, 1932, Millstone Grit, Arnsbergian, E2b Zone, Birstwith Beck, Hampsthwaite, near Ripley, Yorkshire, X 16.8; c, topotype (IGS 60355) at 6 mm diameter ($wl/hl = 0.58$), X 16.8; d, topotype (IGS 60359) at 14.1 mm diameter ($wl/hl = 0.47$), X12.4.

ceratids». Thus, one of the most common faunal elements in certain (e.g., Fayetteville Shale) lower Namurian (E1, lower *Eumorphoceras* Zone) faunas in North America was now identified as *Glaphyrites*, a typical Upper Carboniferous form. This also presented the difficulty of assigning generic names to the many forms for which sutures were not known, including at least five species in the British Namurian. Were they *Cravenoceras*, *Glaphyrites*, *Richardsonites*, *Stenoglaphyrites* or *Fay-*

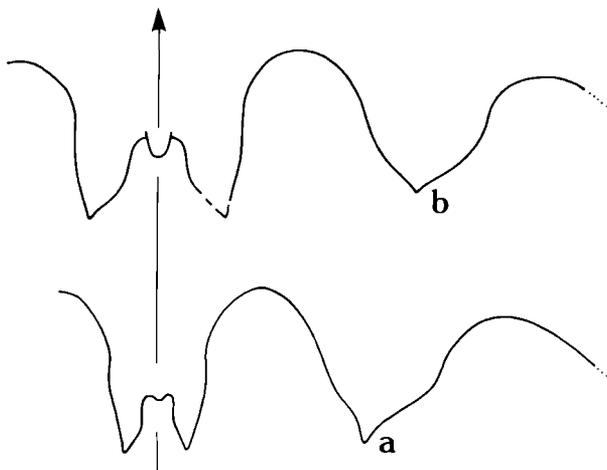


Fig. 7. Suture outlines of *Richardsonites* from the Lower Namurian of Britain. a, *R. scoticus* (Currie, 1954) (RSM 1911.62.494a) at 12 mm diameter ($wl/hl = 0.61$), shales associated with the Calderwood Cement Limestone, Pendleian, E₁ Zone, East Kilbride, Scotland, X11.5 (see Currie, 1954, text-fig. 6a); b, *R. gairensis* (Currie, 1954) (RSM Dunlop 4764) at 16 mm diameter ($wl/hl = 1.0$), Gair Limestone, upper Arnsbergian, Zone E_{2c}, Carluke, Scotland (see Currie, 1954, text-fig. 6d), X9.

ettevillea? And taxonomic consequences aside, there was no functional explanation for having such suture differences present in otherwise identical and isochronous forms.

We would restrict the concept of *Glaphyrites* so that it is more in accord with its former concept, to include the more widely lobed, widely umbilicate and sometimes cadicone forms, typified by the Upper Carboniferous type species *G. modestus*. This would include at least 2 of the Lower Namurian (Nm_{1c2}) species of *Glaphyrites* described by Ruzhencev and Bogoslovskaya (1971) from the *Fayettevillea-Delepinoceras* Genozone in the South Urals (*G. uralensis* and *G. solidus*), but not *G. embolicus* or *G. latus* which are relatively primitive, transitional species that are embraced by our emended definition of *Richardsonites*. It should be noted that the close morphologic affinity between *Cravenoceras* and *Glaphyrites* suggested that the former gave rise to the latter (Ruzhencev and Bogoslovskaya, 1978, p. 52).

Genus *Richardsonites* Elias, 1956
Figures 1-3, 7

Type species: *Gastrioceras richardsonianum* Girty, 1909, Upper Caney Formation (Lower Namurian, E_{2a} equivalent), Oklahoma.

The original basis for this Lower Namurian genus was the presence of a ventral furrow on the interior of the shell (Elias, 1956). However, such furrows are not uncommon, particularly among upper Namurian ammonoids (e.g., *Umbetoceras*, *Surenites*, *Phillipsocheras*, *Retites*, *Cancelloceras*, as illustrated by Ruzhencev and Bogoslovskaya, 1971; 1978). *Richardsonites* was otherwise very close to typical wide-lobed cravenoceratids ($wl/hl \sim 0.9$), and the genus had been suppressed as such by other authors (e.g., Gordon, 1965; Saunders, 1973). However, Ruzhencev and Bogoslovskaya (1971) resurrected *Richardsonites* on the basis that it could be distinguished from *Glaphyrites* by its more involute and compressed shell, with whorls that tend to become elongated. Its *Glaphyrites*-like wide ventral lobe and wide ventral prongs separated it from *Cravenoceras* s.s. We propose to broaden this definition of *Richardsonites*, to include several Lower Namurian wide-lobed and moderately umbilicate forms that Ruzhencev and Bogoslovskaya (1971) included in *Glaphyrites*, but for which adult sutures were previously unknown (e.g., «*G.*» *fayettevillae* (Gordon)), as well as 2 early (Nm_{1c1}) transitional species (*G. embolicus* and *G. latus*) from the South Urals.

Richardsonites is an important genus zonally and phylogenetically; it had been recognized in North America at two different levels (*R. richardsonianus* in the Upper Caney, Pitkin, and Goddard Formations [all E_{2a} Zone equivalents] and *R. mapesi* in the Imo Formation [Zone E_{2b-c}]), as well as in the South Urals (*R. girtyanus*, Nm_{1c2}). As thus defined, *Richardsonites* would also accommodate at least one species from the Scottish Namurian (E₂), *R. gairensis* (Currie) and possibly *R. scoticus* (Currie) as well.

Subfamily FAYETTEVILLEINAE Ruzhencev
and Bogoslovskaya, 1971
Genus *Fayettevillea* Gordon, 1960
Figures 1-3, 8

Type species: *F. planorbis* Gordon, 1960,
Lower Fayetteville Formation (Lower Namurian,
E₁ equivalent), Arkansas.

The older, broad concept of *Cravenoceras* s.l. had included compressed, widely umbilicate shells ($U/D \sim 0.5-0.6$; $W/D \sim 0.6$; e.g., *C. friscoense* (Miller and Owen), *C. bransoni* Saunders, *C. darwenense* Bisat; *C. africanum* Delepine). Where suture data were

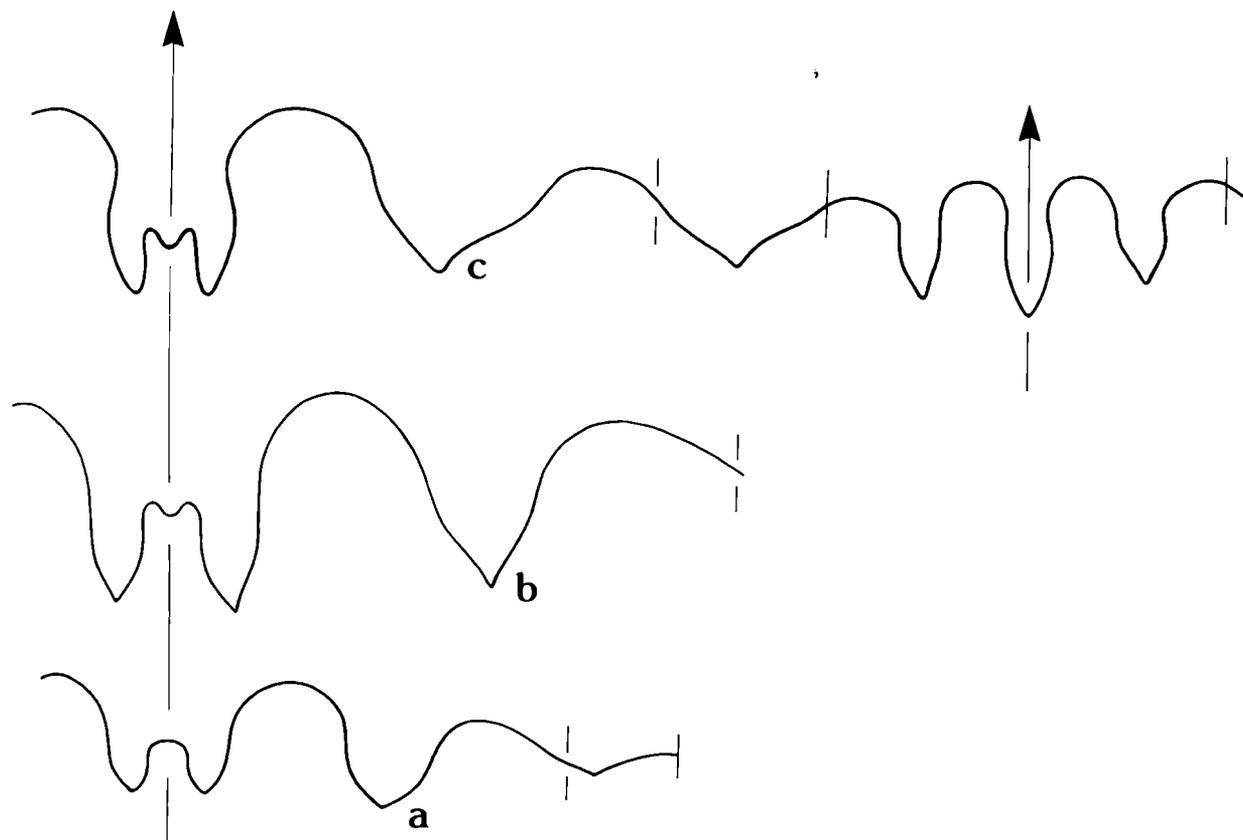


Fig.8. Suture outlines of *Fayetteville*. a, *F. darwenensis* (Moore, 1945), holotype (IGS 72117) at 11.5 mm diameter ($wl/hl = 0.89$), X8.4 ; b, paratype (IGS 72119) at 19.5 mm diameter ($wl/hl = 0.78$), X8.7; both specimens from Millstone Grit, Sabden Shales, upper Arnsbergian, Zone E_{2c}, River Darwen, Samlesbury Bottoms, Blackburn, Lancashire; c, *F. planorbis* Gordon, 1960, internal and external sutures of unnumbered topotype (U. Arkansas) at 8.7 mm diameter ($wl/hl = 0.68$), lower Fayetteville Formation, middle Chesterian (Zone E₁ equivalent), Town Branch, Fayetteville, Washington County, Arkansas, X20.6.

available, it was clear that these widely umbilicate «cravenoceratids» also possessed broad ventral lobes and prongs (see Bisat, 1932; Gordon, 1965; Saunders, 1973). This form is represented prolifically in the Imo ammonoid fauna of Arkansas where its morphology has been extensively documented (Saunders, 1973, Appendix I, II).

Ruzhencev and Bogoslovskaya (1971) argued that this openly umbilicate shell form was so far removed from *Cravenoceras* s.s. and from *Glaphyrtes* that it could be accommodated in neither of these genera. Instead, they proposed referring it to a poorly known, widely umbilicate genus named by Gordon (1960) on the basis of small shells (< 8mm diameter) from the Lower Namurian (E₁) Fayetteville Formation of Arkansas. The fact that *F. planorbis* occurs with (and resembles) young stages of a wide-lobed «cravenoceratid» (*Richardsonites fayettevillae*) had previously cast some doubt on the validity of this species and genus;

indeed, until large, mature specimens of *F. planorbis* become available, its validity will remain somewhat in question. That uncertainty notwithstanding, Ruzhencev and Bogoslovskaya's (1971) separation of a widely umbilicate, wide-lobed taxon centered on species such as *F. occidentalis* and *F. friscoensis* became widely accepted (e.g., Saunders, Manger and Gordon, 1977; Riley, 1987; Nikolaeva, 1997). We concur with their definition of the genus.

Nikolaeva (1997) proposed to divide *Fayettevillea* into two genera, naming a new genus, *Zidadarites* (type species: *Cravenoceras bransoni* Saunders, 1973), distinguished by its narrower umbilicus and whorls, that become more highly arched than in *Fayettevillea*. She named a new species, *Z. leveni*, from the *Fayettevillea-Delepinoceras* Zone of Central Asia, where it occurs with specimens that appear indistinguishable from *F. friscoensis*. This horizon is contemporaneous with the Imo Formation of Arkansas (E_{2b-c} of the

British Namurian). We feel that separation of these two genera is problematic, due to interspecific variation in conch form. Specifically, compressed and narrowly umbilicate shells of *F. friscoensis* are difficult to distinguish from wide and openly umbilicate variants of *F. bransoni*, as shown in plots of W/D, U/D, and H/D vs. D by Saunders (1973, Appendix I, figs. 24-32). As for the more highly arched whorls of *F. bransoni*, there are compressed forms of *F. friscoensis* that are just as arched (e.g., compare Saunders, 1973, Pl. 3 fig. 1 to Pl. 4, fig. 1). In addition, the umbilical cross section of *Z. leveni* illustrated by Nikolaeva (1997, Fig. 4a) is rounded, rather than sub-angular as in *F. bransoni*, and the ventral lobe of *Z. leveni* figured by her (1997, Fig. 3B) is quite unlike that of either *F. bransoni* or *F. friscoensis* (compare to Saunders 1973, Figs. 10 and 14). Summarily, *Z. leveni* may belong to a different genus than species of *Fayettevillea* s.l., but in our opinion, that genus should not have as its type species *F. bransoni*.

DISCUSSION

The basic taxonomic scheme proposed by Ruzhencev and Bogoslovskaya (1971, 1978), utilizing the four genera listed above for traditional cravenoceratid/glaphyritid morphs has much merit. It makes biostratigraphic sense, and they provided phylogenetic justification as well. With access to previously unavailable sutural details of type British taxa, we are able to extend the scheme to virtually all related taxa in the classic Namurian ammonoid sequence. However, we propose extending the concept of *Richardsonites* to include a number of Lower Namurian (pre-*Homoceras* Zone) glaphyritids with a wide ventral lobe ($wl/hl > 0.5$), that tend to have a compressed, narrowly umbilicate shell at maturity (U/D ~0.2-.3). By this revised scheme, *Cravenoceras* s.s. is the only widespread narrow-lobed cravenoceratid in the Namurian. There are three wide-lobed forms in the Namurian: *Richardsonites*, *Fayettevillea*, and *Stenoglaphyrites* (see below). *Glaphyrites* accommodates younger (post-Lower Namurian) representatives of this wide-lobed morphotype, in which both shell and ventral lobe tend to become even wider and more cadicone through the Upper Carboniferous.

Korn (1988) proposed adding a new taxon to this series, *Emstites* (type species, *Para-*

glyphioceras schaelkense Brüning, 1923). It was acknowledged to be very similar to *Cravenoceras*, but Korn stated that: «In *Emstites*, the early whorls are very evolute, in the later whorls, the umbilicus retains its width, and only at the latest stages its width increases again. In *Cravenoceras*, the early stages are evolute, and the umbilicus continually expands throughout growth.» (Korn, 1988, p. 141 [translation])

In our view, these distinctions are not defined in a way that permits objective generic determination. There is a great deal of early ontogenetic variation in umbilical proportions, and much overlap of different taxa in this parameter (e.g., see Saunders, 1973, Appendix I, Figs. 24-32). But even if the basis for genus segregation is quantified, it will require knowledge of early ontogenetic whorl morphology, which is simply not available in the great majority of the thirty or so species that have been named. For the present, we see no basis or compelling reason for subdividing *Cravenoceras* in a manner such as Korn (1988) proposed.

The status of the genus *Stenoglaphyrites* Ruzhencev and Bogoslovskaya, 1971 (type species, *Cravenoceras involutum* Gordon, 1965) is relevant to this discussion, for, as the name implies, it has been regarded as a compressed and wide-lobed member of the «glaphyritid» complex (e.g., Ruzhencev and Bogoslovskaya, 1978; Riley, 1987; Nikolaeva, 1997). However, there are discrepancies between the concept of the genus and what the type species comprises. *Cravenoceras involutum* was named for small (< 20 mm diameter) involute shells from the upper Pitkin Formation of Arkansas (E2a equivalent). The whorls of this species have a depressed, shoulderless umbilical area, giving the cross section a highly distinctive figure-8 appearance (Gordon, 1965, fig. 53f, g). This distinctive whorl morphology is not represented in any of the other 14 species that have been referred to the genus (Ruzhencev and Bogoslovskaya, 1971; 1978). In fact, the *Stenoglaphyrites* concept closely fits the genus *Rhadinites* Saunders, 1973 whose type species (*Cravenoceras miseri* Gordon, 1965), was referred to *Stenoglaphyrites* by Ruzhencev and Bogoslovskaya (1971). Therefore we would restrict the genus *Stenoglaphyrites* to the involute form represented by the type species, and refer all compressed stenoglaphyritids with wide ventral lobes to *Rhadinites*.

SUMMARY

1. The concept of *Cravenoceras* s.s is tied closely to the type species, *C. malmaense* Bisat, and the genus is well represented in both the South Urals (Nm1b) and Britain (Zones E1-2). As reported here, it is also now known from the Lower Namurian (lower Arnsbergian; E2a Zone equivalent) of the U.S., in the Goddard Formation of Oklahoma. In the absence of compelling morphological or biostratigraphic criteria for discriminating *Cravenoceras* and *Emstites* Korn 1988, we regard Korn's genus as a synonym of *Cravenoceras*.

2. *Richardsonites* is the most common single ammonoid taxon in Lower Namurian (Pendleian and lower Arnsbergian; E1 and E2a Zone) equivalents in the North American Midcontinent (e.g., Fayetteville, Upper Caney, Goddard, and Pitkin Formations), it is well represented in the South Urals (Nm1c2), and is possibly present, though not abundant, in the British Namurian (E2). *Richardsonites* is thought to have given rise to the Homoce-ratidae and the glaphyritids.

3. *Fayettevillea* s.s. remains somewhat problematic, inasmuch as it was based on small shells and its mature shell and sutural form are not yet known. There are no forms exactly analogous to the type species known outside of North America, in the Fayetteville Shale (Pendleian; E1 Zone equivalent.). However, a wide-lobed and widely umbilicate form is extremely common in the E2 Zone worldwide; this has been referred to as *Fayettevillea* s.l. Recognition of *Zidadarites* Nikolaeva 1997 is regarded as problematic due to interspecific variation in allied species of *Fayettevillea* s.l.

4. *Glaphyrites* s.s., the overwhelmingly dominant ammonoid in many Upper Carboniferous (Middle and Upper Pennsylvanian) and Lower Permian (Asselian) faunas, first appears in the Lower Namurian *Fayettevillea-Delepinoceras* Genozone (Nm1c1 or Nm1c2; Arnsbergian-equivalent) in the South Urals (e.g., *G. uralensis* or *G. solidus*). Earlier, more primitive middle Chesterian

(Pendleian/Nm1b-equivalent) species from the North American Midcontinent (e.g., *G. fayettevilleae* Gordon) previously assigned to *Glaphyrites* by Ruzhencev and Bogoslovskaya (1971) are reassigned here to *Richardsonites* based on previously unavailable adult sutural features (Fig. 2). Similarly, documentation herein of sutures of the types of several poorly known British middle Arnsbergian (E2b) species (e.g., *C. ? holmesi* Bisat, *C. ? kettlewingense* Bisat, *C. subplicatum* Bisat) previously assigned by these same authors to *Glaphyrites* reveals they possess narrow ventral lobes characteristic of *Cravenoceras* (or *Fayettevillea* s.l.?) (Fig. 1).

5. The concept of *Stenoglaphyrites* Ruzhencev and Bogoslovskaya, 1971 is more closely realigned with the type species, an unusual involute form with no umbilical shoulders. The numerous species that have been placed in *Stenoglaphyrites* are more appropriately referred to the genus *Rhadinites*, whose type species is much closer to this compressed, narrowly umbilicate and wide-lobed Namurian clade.

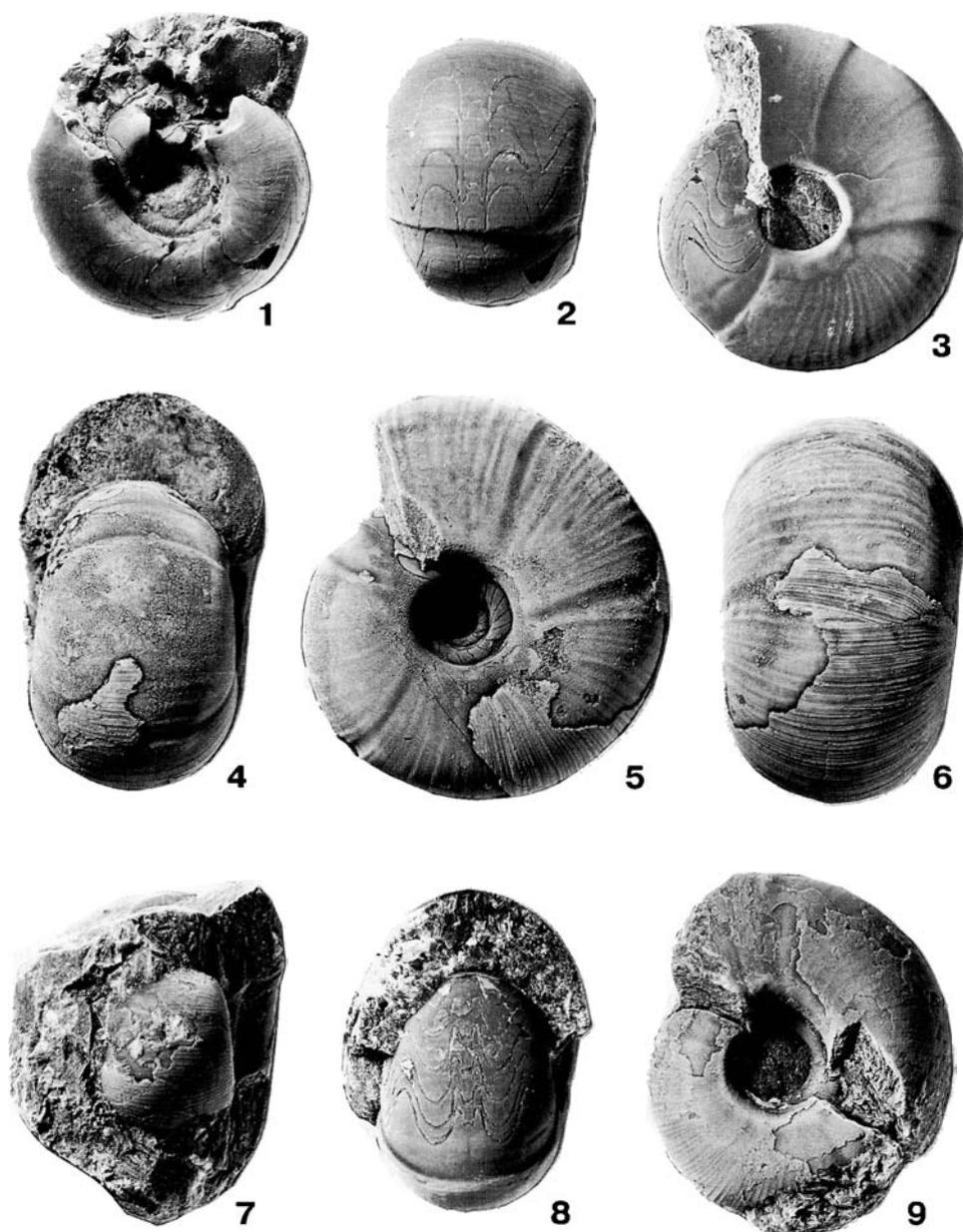
ACKNOWLEDGMENTS

The groundwork for this analysis was laid in 1974-75, during a three-month visit by W.B.S. as an exchange scientist at the Paleontological Institute, Moscow, sponsored by the U.S.S.R. Academy of Sciences and the U.S. National Academy of Sciences. An open, cooperative, and enthusiastic spirit prevailed during this visit, hosted by V.E. Ruzhencev, M.F. Bogoslovskaya and their colleagues, at a time when the general political climate was not ideal. Efforts to understand and to secure data from the British Namurian sequence was aided immeasurably by W.H.C. Ramsbottom, Institute of Geological Sciences, Leeds, with the collaboration of W.L. Manger, University of Arkansas. Svetlana Nikolaeva, Paleontological Institute, Russian Academy of Sciences, assisted with translations. Supported by NSF grant EAR-9627994.

REFERENCES

- Bisat, W.S. 1924. The Carboniferous goniatites of the north of England and their zones. Proceedings of the Yorkshire Geological Society, 20:40-124.
- Bisat, W.S. 1930. On *Cravenoceras leion*, sp. nov., the basement goniatite of the Namurian, Upper Carboniferous. Transactions of the Leeds Geological Association, 3(20):28-32.
- Bisat, W.S. 1932. On some lower Sabdenian goniatites. Transactions of the Leeds Geological Association, 5:27-36.
- Bisat, W.S. 1950. The junction faunas of the Visian and Namurian. Transactions of the Leeds Association, 6(4):155-181.
- Boardman, D.R., II, D.M. Work, R.H. Mapes, and J.E. Barrick. 1994. Biostratigraphy of Middle and Late Pennsylvanian (Desmoinesian-Virgilian) ammonoids. Kansas Geological Survey Bulletin, 232:1-121.

- Bogoslovsky, B.I. 1969. Devonskie ammonoidei I. Agoniatitida. Akademiya Nauk SSSR, Trudy Paleontologicheskogo Instituta, 124:1-341.
- Bogoslovsky, B.I. 1971. Devonskie ammonoidei II. Goniatiitida. Akademiya Nauk SSSR, Trudy Paleontologicheskogo Instituta, 127:1-228.
- Bogoslovsky, B.I. 1978. Devonskie ammonoidei III. Klymeniida. Akademiya Nauk SSSR, Trudy Paleontologicheskogo Instituta, 191:1-122.
- Böse, E. 1917. The Permo-Carboniferous ammonoids of the Glass Mountains, West Texas, and their stratigraphic significance. University of Texas Bulletin, 1762:1-241.
- Brüning, C. 1923. Beiträge zur Kenntnis des rheinisch-westfälischen Unterkarbons. Geol. Arch. 1(5):263-266.
- Burgess, I.C., and W.H.C. Ramsbottom. 1970. A new goniatite horizon in the Hearne Beck Limestone (Namurian, E2) near Lovely Seat, upper Wens-leydale. Journal of Earth Sciences, 8:143-147.
- Currie, E.D. 1954. Scottish Carboniferous goniatites. Transactions of the Royal Society of Edinburgh, 62(2):527-602.
- Elias, M.K. 1956. Mississippian and Lower Pennsylvanian formations of south-central Oklahoma. Petrol. Geol. southern Oklahoma, 1:56-134.
- Furnish, W.M. and W.B. Saunders. 1971. Faunal studies of the type Chesteran, Upper Mississippian of southwestern Illinois; Part I: Ammonoids from the middle Chester Beech Creek Limestone, St. Clair County. University of Kansas Paleontological Institute, Paleontological Contributions, Paper, 51:1-14.
- Girty, G.H. 1909. Fauna of the Caney Shale of Oklahoma. U.S. Geological Survey Bulletin, 439:5-148.
- Gordon, M.Jr. 1960. Some American Midcontinent Carboniferous cephalopods. Journal of Paleontology, 34:133-151.
- Gordon, M.Jr. 1965. Carboniferous cephalopods of Arkansas. U.S. Geological Survey Professional Paper, 460:1-322.
- Hudson, R.G.S. 1941. The Mirk Fell beds (Namurian, E2) of Tan Hill, Yorkshire. Proceedings of the Yorkshire Geological Society, 24(4): 259-289.
- Korn, D. 1988. Die Goniatiten des Kulmplattenkalkes (Cephalopoda, Ammonoidea; Unterkarbon; Rheinisches Schiefergebirge). Geologie und Paläontologie in Westfalen, 11:1-293.
- Moore, E.W.J. 1945. An upper Carboniferous goniatite, *Cravenoceras darwenense* sp. nov., from the Sabden Shales of Lancashire. Proceedings of the Yorkshire Geological Society, 25(5):333-338.
- Nikolaeva, S.V. 1995. Ammonoids from the late Lower and early Upper Carboniferous of Central Asia. Courier Forschungsinstitut Senckenberg, 179:1-106.
- Nikolaeva, S.V. 1997. Ammonoids from the Lower Carboniferous of the Southwest Darvaz (Central Asia) and their bearing on the interregional correlations. Neues Jahrbuch für Geologie und Palaeontologie Abhandlung, 203:221-237.
- Plummer, F.B., and Scott, G. 1937. Upper Paleozoic ammonites in Texas. University of Texas Bulletin, 3701(1):1-516.
- Ramsbottom, W.H.C. 1977. Major cycles of transgression and regression (mesothems) in the Namurian. Proceedings of the Yorkshire Geological Society, 41:261-291.
- Ramsbottom, W.H.C. 1978. Namurian mesothems in South Wales and northern France. Journal of the Geological Society of London 135:307-311.
- Ramsbottom, W.H.C., Higgins, A.C. and Owens, B. 1979. Palaeontological characterization of the Namurian of the stratotype area (a report of the Namurian working group). Proceedings of the 8th International Congress on Carboniferous Stratigraphy and Geology, 3:85-99.
- Riley, N.J. 1987. Type ammonoids from the Mid-Carboniferous boundary interval in Britain. Courier Forschungsinstitut Senckenberg, 98:25-37.
- Ruzhencev, V.E. 1936. Paleontologicheskie zametki o kamennougol'nikh i permskikh ammoniakh. Problemy Sovetskoi Geologii, 12:1072-1088.
- Ruzhencev, V.E. 1950. Verkhnekamennougol'nye ammonity Urala. Akademiya Nauk SSSR, Trudy Paleontologicheskogo Instituta, 29:1-223.
- Ruzhencev, V.E. 1951. Nizhnepermskie ammonity Yuzhnogo Urala. I. Ammonity sakmarskogo yarusa. Akademiya Nauk SSSR, Trudy Paleontologicheskogo Instituta, 33:1-188.
- Ruzhencev, V.E. 1952. Biostratigrafiya sakmarskogo yarusa v Aktyubinskoi oblasti Kazakhskoi SSR. Akademiya Nauk SSSR, Trudy Paleontologicheskogo Instituta, 42:1-90.
- Ruzhencev, V.E. 1957. Filogeneticheskaya sistema paleozoiskikh ammonoidei. Byulleten Moskovskogo Obshchestva Ispytatelei Prirody, Otdel Geologii, 32:49-64.
- Ruzhencev, V.E. and Bogoslovskaya, M.F. 1971. Namursky etap v evolutsii ammonoidei. Rannenamurskie ammonoidei. Akademiya Nauk SSSR, Trudy Paleontologicheskogo Instituta, 133:1-382.
- Ruzhencev, V.E. and Bogoslovskaya, M.F. 1978. Namursky etap v evolutsii ammonoidei. Pozdnenamurskie ammonoidei. Akademiya Nauk SSSR, Trudy Paleontologicheskogo Instituta, 167:1-336.
- Saunders, W.B. 1973. Upper Mississippian Ammonoids from Arkansas and Oklahoma. Geological Society of America Special Paper, 145:1-110.
- Saunders, W.B. Manger, W.L. and Gordon, M.Jr. 1977. Upper Mississippian and Lower and Middle Pennsylvanian ammonoid biostratigraphy of northern Arkansas. In P.K. Sutherland and W.L. Manger, eds. Mississippian-Pennsylvanian Boundary in Northeastern Oklahoma and Northwestern Arkansas. Oklahoma Geological Survey Guidebook, 18:117-137.
- Saunders, W.B., Ramsbottom, W.H.C. and Manger, W.L. 1979. Mesothemic cyclicity in the mid-Carboniferous of the Ozark shelf region? Geology, 7:293-296.
- Saunders, W.B. and Swan, A.R.H. 1984. Morphology and morphologic diversity of mid-Carboniferous ammonoids. Paleobiology, 10:195-228.
- Swan, A.R.H., and Saunders, W.B. 1987. Function and shape in Late Paleozoic (mid-Carboniferous) ammonoids. Paleobiology, 13:297-311.
- Yates, P.J. 1962. The paleontology of the Namurian rocks of Slieve Anierin, County Leitrim, Eire. Palaeontology, 5:355-443.



Cravenoceras from Oklahoma and Britain. 1, 2, *C. malhamense* (Bisat, 1924) from the Bordley Shales, upper Pendleian, E_{1c} Zone, Moor Close Gill, Malham, Yorkshire, north England, holotype (BMNH C25744), X2.5; 3, 8, *C. leion* Bisat, 1930 from the upper Bowland Shales, basal Pendleian, E_{1a} Zone, Wiswell, near Clitheroe, Lancashire, north England, topotype IGS 5126, X2; 4-6, *C. bogoslovskayae* n. sp. from the Goddard Shale, upper Chesterian (E_{2a}-equivalent), Lake of the Arbuckles, near Sulphur, Murray County, Oklahoma, holotype (SUI 62436), X2; 7, 9, *C. cowlingsense* Bisat, 1932 from metatype bullion, erratic block, Millstone Grit, lower Arnsbergian, E_{2a} Zone, Keighley Churchyard, Keighley, Yorkshire, north England, holotype (IGS 49965), X2.5.

REDIAGNOSIS OF THE MIDDLE CARBONIFEROUS (CHESTERIAN, MISSISSIPPIAN) AMMONOID *FAYETTEVILLEA PLANORBIS* GORDON, 1960 BASED ON MATURE SPECIMENS FROM ITS TYPE AREA

Lisa K. Meeks¹ and Walter L. Manger²

¹Department of Earth Science Central Missouri State University Warrensburg, MO USA 65248

²Department of Geosciences University of Arkansas Fayetteville, AR USA 72701

Новый диагноз раннекаменноугольного (честер, миссисипий) вида
Fayettevillea planorbis Gordon, 1960,
основанный на взрослых экземплярах из его типовой области

Л.К. Микс, У.Л. Мэнгер

В новых обнажениях фейетвиллских сланцев в их типовой области на северо-западе Арканзаса найдены первые взрослые экземпляры типового вида рода *Fayettevillea* - *F. planorbis* Gordon, 1960. Анализ собранного материала подтвердил широко распространенное мнение, что этот вид с его узкими ранними оборотами напоминает во взрослом состоянии *F. friscoensis* (Miller et Owen, 1944) своей эволютивной субдискоидальной раковиной, орнаментированной прямыми, правильно расположенными линиями роста, низкими оборотами и угловатыми умбональными краями. *F. planorbis* можно отличить от *F. friscoensis* по развитию у него единственного зазубренного гребня на умбональном крае и взрослой лопастной линии с небольшими узкими боковыми лопастями, направленными слегка вентрально. Из тех же отложений описаны раковины *Pseudofayettevillea gordonii* gen. et sp. nov., которые тоже обладают уплощенными ранними оборотами, но обнаруживают нерегулярно расположенные зазубренные линии роста до диаметра раковины в 15 мм. Во взрослом состоянии *Ps. gordonii* имеет субдискоидальную или субшаровидную раковину с узким умбо. Ее умбональные края при диаметре раковины, превышающем 10 мм, орнаментированы зазубренными гребнями, число которых достигает пяти, а его типично гониатитовая линия имеет симметричные элементы в противоположность взрослой линии *F. planorbis*. На основе взрослых экземпляров уточнен диагноз *F. planorbis*. Подсемейство *Fayettevilleinae* Ruzhencev et Bogoslovskaya, 1971 из семейства *Rhymmoceratidae* переведено в семейство *Glaphyritidae*.

ABSTRACT. Ammonoid assemblages recovered from recently excavated exposures of the Fayetteville Shale (Chesterian, Mississippian) in its type area, northwestern Arkansas, have provided the first mature specimens of *Fayettevillea planorbis* Gordon, 1960. Analysis of this material confirms the widely held view that this species with planorbid early whorls resembles *F. friscoensis* (Miller & Owen, 1944) at maturity by possession of an evolute, subdiscoidal conch ornamented by essentially straight, evenly spaced growth lirae, depressed whorls, and angular umbilical shoulders. *F. planorbis* may be differentiated from *F. friscoensis* by development in the former species of a single crenulate ridge ornamenting the umbilical shoulder and a mature suture with narrow, attenuate lateral lobes that are directly slightly ventrad of the midline of the flank. *Pseudofayettevillea gordonii* n. gen & n. sp. is described from specimens in the same assemblage that also possess planorbid early whorls, but exhibit irregularly spaced, crenulate growth lirae through 15 mm diameter. *P. gordonii* develops a subdiscoidal to subglobose conch with a small umbilicus at maturity. Its umbilical shoulders are ornamented by as many as five crenulate ridges at diameters > 10 mm, while its typically goniatic suture exhibits symmetrical elements in contrast to those of mature *F. planorbis*. With the rediagnosis of *F. planorbis* based on mature specimens, the Subfamily *Fayettevilleinae* Ruzhencev & Bogoslovskaya, 1971, is transferred to the Family *Glaphyritidae* from the Family *Rhymmoceratidae*.

INTRODUCTION

Evolute ammonoids with a wide umbilicus ($U/D > .30$), subdiscoidal conch ($W/D < .70$), and planorbid early whorls comprise one of the common components of early Namurian (E_1 - E_2) assemblages on a worldwide basis

(Morphotype VII of Saunders and Swan, 1984; Group 4 of Nikolaeva, 1999). However, taxonomic assignment of this morphotypic group has included at least eight genera (*Cravenoceras* Bisat, *Eoasianites* Ruzhencev, *Fayettevillea* Gordon, *Glaphyrites* Ruzhencev, *Parafayettevillea* Yang, *Tympanoceras* Ruzhen-

cev, *Zephyroceras* Kullmann, *Zidadarites* Nikolaeva) and no less than 17 species. Much of the confusion surrounding taxonomic assignment of these forms results from the immature type suite used by Gordon (1960) to characterize his genus *Fayettevillea*. The described and figured type specimens are planorbid through four whorls and then slowly expanding through their final whorl comprising a diameter of approximately 7mm. In the absence of mature specimens, the genus was ignored for more than a decade, and most species that have been assigned to it in later publications were placed initially in *Cravenoceras*, e.g. Saunders, 1973, 1975.

Attention became focused on *Fayettevillea* by Ruzhencev and Bogoslovskaya (1971, p. 341). They assumed that the genus changed markedly during ontogeny so that it was re-diagnosed to include forms with both large and small umbilici, coarse to fine ornament, and sutures with attenuate to broad lobes. In addition to the type species (*F. planorbis* Gordon, 1960), Ruzhencev and Bogoslovskaya (1971) proposed two new species and included *Eoasianites* (*Eoasianites*) *prior* Kullmann (1962) as well. Their generic discussion of *Fayettevillea* omits any reference to *Pseudoparalegoceras friscoensis* Miller and Owen, although that species was referred to *Fayettevillea* in a faunal list for the Imo Formation in the same publication (Ruzhencev and Bogoslovskaya, 1971, p. 43). Saunders (1973, 1975) described a large assemblage containing this distinctive Upper Mississippian taxon from the Imo and Rhoda Creek Shales of Arkansas and Oklahoma respectively. He assigned *P. friscoensis* to *Cravenoceras* but later reassigned the species to *Fayettevillea* (Saunders *et al.*, 1977). With its placement in *Fayettevillea* that species subsequently became a surrogate for mature representatives of the genus, and the generic concept became fixed on *F. friscoensis*, although some workers have viewed the genus apparently as a dwarf or at least a tiny form (i.e. both Yang (1986) and Yiping and Zuren (1987) proposed several new species of *Fayettevillea* based on material with diameters <10 mm).

Three genera (*Parafayettevillea*, *Zephyroceras*, and *Zidadarites*) have been proposed to accommodate middle Carboniferous forms that possessed planorbid early whorls resembling those of *Fayettevillea planorbis*, but that could be distinguished from each other or from mature *Fayettevillea* (based on *F. friscoensis*) by umbilical diameter and sutural criteria. The problems with recognition of the genus have been magnified since it serves as type for the Subfamily Fayettevilleinae erected by Ruzhencev and Bogoslovskaya (1971) within their Family Rhymocerotidae. Those authors also

proposed (1971, p. 106) a *Fayettevillea-Delepinoceras* Ammonoid Genozone (Nm1c) for the top of the Serpukhovian Stage in Russia (= Arnsbergian Stage E₂ of western Europe; upper Chesterian Series of North America), further emphasizing the need for consistent identification of the genus that is lacking in the literature to date.

The type suite for *Fayettevillea planorbis* Gordon 1960, type species of the genus, came from the lower Fayetteville Shale exposed in its type area surrounding the town of that name in Washington County, Arkansas. The precise type locality of the holotype (USNM locality 3301; Gordon, 1960, p. 147) is no longer available, but that ammonoid-bearing horizon can be traced throughout the type area of the Fayetteville Shale with confidence (Meeks, 1997; Meeks *et al.*, 1997). Recent construction in the Fayetteville area has created several fresh exposures of both the lower and upper Fayetteville Shale that have produced large collections of ammonoids, including the first mature specimens of *F. planorbis*. Specimens from this new material are described and figured herein (Plate 1) to resolve the long-standing confusion surrounding the generic concept of *F. planorbis* and to allow its discrimination from other similar taxa. We have identified two forms in our collections with planorbid early whorls, and both may be included in Gordon's immature type suite as well. Our study of growth series for both these taxa indicates that *F. planorbis* does resemble *F. friscoensis* at maturity (Plate 1), but another species with planorbid early whorls develops a subglobose, moderately involute conch, with depressed whorls, a narrow umbilicus, and revolving ornament that is described herein as a new genus, *Pseudofayettevillea* (Plate 2).

LITHOSTRATIGRAPHIC SETTING

The Fayetteville Shale includes informal lower and upper black, shelf margin shales separated by the formally named Wedington Sandstone Member. Its deposition reflects transgressive and high stand conditions of a late Chesterian Vail cycle that is well represented across the southern midcontinent of North America. Platform carbonates (Hindsville Limestone) and a coeval terrigenous deltaic complex (Batesville Sandstone) initiated deposition on a type 1 erosional unconformity that began the Chesterian Series (Upper Mississippian). Continued transgression drowned the platform and covered it with black muds that were initially anoxic. This lower Fayetteville shale developed a persistent horizon of micritic-dolomitic concretions that reflect an initial low sedimentation rate combined with residual

carbonate saturation of the shelf waters. Low sedimentation rates also favored pyrite precipitation, and a zone of pyritized fossils and nodules occurs in the basal portion of the formation above the carbonate concretionary horizon. The remaining part of the lower member and the entire upper member of the Fayetteville are characterized by abundant sideritic concretions that formed in response to increased sedimentation. Anoxic or dysoxic bottom conditions persisted through the lower Fayetteville, and the interval lacks a benthic fauna. The only macrofossils recovered from the lower Fayetteville are cephalopods.

High stand conditions in the Fayetteville transgression are associated with a small constructive delta system confined essentially to the type area. The Wedington Sandstone Member exhibits channel, interdistributary bay, and upper shoreface sandstones that provide a persistent lithostratigraphic datum for differentiation of the lower and upper members of the Fayetteville Shale. The upper Fayetteville is a concretionary black shale that yields abundant cephalopods, but it also contains a benthic fauna dominated by bivalves and gastropods suggesting an improvement of bottom circulation as regression began. Aggrading and prograding shelf carbonates (Pitkin Limestone) signal the sea level fall that closed the Chesterian Series in northwestern Arkansas, although the Imo Shale provides additional record of that regression above the Pitkin Limestone in north central Arkansas.

AMMONOID LOCALITIES

The type locality for *Fayettevillea planorbis* is recorded by Gordon (1960) as located near the center SE 1/4, sec. 14, T 16 N, R 30 W, Fayetteville 7 1/2 " quadrangle, Washington County, Arkansas (=USNM locality 3301). Although this was a natural exposure, it has become overgrown and is no longer productive. Gordon (1960, p. 147) noted that the fossils occurred in a pyritic layer, which places the horizon with assurance in the lower Fayetteville Shale and no more than 60 feet above its base. This interval of pyrite nodules and replaced fossils is extensively and predictably developed in the Fayetteville area (Meeks, 1997). It has produced the bulk of the Fayetteville ammonoids described in the literature (e.g. McCaleb, Quinn and Furnish, 1964; Saunders *et al.*, 1977), and several new, productive exposures of this horizon are available to us currently. Five additional paratypes were included by Gordon (1960) from an exposure near Marshall, Arkansas (center, sec. 31, T 15 N, R 15 W, Harriet 7 1/2" quadrangle, Searcy County, Arkansas; =USGS localities 14363,

15069). This locality has also been lost as a result of highway widening.

The mature specimens of *Fayettevillea planorbis* and the type suite of *Pseudofayettevillea gordonii* n. gen. and n. sp. described and figured herein were recovered from two recently excavated exposures in the vicinity of Fayetteville, Arkansas. Approximately 65 feet of the lower Fayetteville Shale were excavated on the northside of Washington Mountain (SW 1/4, NE 1/4, sec. 19, T 16 N, R 30 W, Fayetteville 7 1/2', Washington County, Arkansas). The base of this section is 173 feet below the base of the Wedington Sandstone Member exposed on Washington Mountain (Meeks, 1997). The shale was spread on the surface immediately west of the excavation and allowed to weather. Ammonoids are testiferous internal molds filled by siderite concretions. The shell has been replaced by fluoroapatite that preserves the external features in exquisite detail, although the septa are shattered and inner whorls may be distorted or destroyed. The ammonoids were collected as float, and this locality is becoming obscured by vegetation.

The entire 57 foot thickness of the upper Fayetteville Shale, bounded by exposed Wedington Sandstone Member at its base and exposed Pitkin Limestone at its top, was excavated for Interstate Highway 540 immediately west of West Fork, Arkansas (SW 1/4, SW 1/4, sec. 29, T 15 N, R 30 W, West Fork 7 1/2' quadrangle, Washington County, Arkansas) (Meeks, 1997). This locality produced all the specimens of *Pseudofayettevillea gordonii* n. gen and n. sp. and the bulk of the mature *Fayettevillea planorbis*. The shale was laid as base for the roadway, and ammonoids were collected as float from the weathered road berms for approximately two years before paving occurred. There are no longer any exposures of the Fayetteville Shale at this locality. As at the lower Fayetteville locality, the upper Fayetteville ammonoids are testiferous internal molds formed by siderite concretions with shell replaced by fluoroapatite preserving external features superbly. As in the lower Fayetteville specimens, septa are imploded and the inner whorls may be distorted.

DESCRIPTION OF FAYETTEVILLEA PLANORBIS GORDON AND ITS DIFFERENTIATION FROM PSEUDOFAYETTEVILLEA GORDONII N. GEN. AND N. SP.

There are eight small (D < 10 mm) specimens with planorbid whorls available in our collections from the upper Fayetteville Shale. We have figured two of these small specimens (Plate 1, Figures 1-2; Plate 2, Figure

Table 1. Conch dimensions (mm) and proportions of *Fayettevillea planorbis* Gordon, 1960, from the Fayetteville Formation, Fayetteville, Arkansas.

SPECIMEN	DIAM.	Umin.	Umax.	W	H	Umin/D	Umax/D	H/D	W/D	H/W
SUI93164	67.6	36.8	40.8	35.4	21.0	0.54	0.60	0.31	0.52	0.59
SUI93165	33.2	11.9	14.5	21.0	10.3	0.36	0.44	0.31	0.63	0.49
SUI93163	30.0	14.0	15.5	18.3	10.3	0.47	0.52	0.34	0.61	0.56
SUI93966	29.4	10.4	13.2	11.0	16.0	0.35	0.45	0.37	0.58	0.64
SUI93077	27.6	11.9	13.5	16.4	11.1	0.43	0.49	0.40	0.59	0.68
SUI93967	26.5	10.4	13.0	16.3	9.2	0.39	0.49	0.35	0.62	0.56
SUI93968	23.5	8.4	9.7	15.0	9.2	0.36	0.41	0.39	0.64	0.61
SUI93170	19.2	6.2	7.4	13.3	9.0	0.32	0.39	0.47	0.69	0.68
SUI93076	18.2	5.9	7.1	11.2	7.4	0.32	0.39	0.41	0.62	0.66
SUI93969	17.5	5.5	6.9	12.0	9.1	0.31	0.39	0.52	0.69	0.75
SUI93970	14.8	3.8	5.3	11.0	7.1	0.26	0.36	0.48	0.74	0.65
SUI93171	17.9	6.5	7.4	11.0	8.9	0.36	0.41	0.50	0.61	0.81
SUI93173	13.4	3.0	4.1	8.5	6.0	0.22	0.31	0.45	0.63	0.71
SUI93971	12.1	3.1	4.7	8.6	5.8	0.26	0.39	0.48	0.71	0.67
SUI93972	10.7	4.0	5.0	5.5	5.0	0.37	0.47	0.47	0.49	0.90
SUI93127	8.2	3.5	4.7	3.2	2.8	0.43	0.57	0.34	0.39	0.87
SUI94000A	8.2	3.5	4.1	4.1	3.5	0.43	0.50	0.43	0.50	0.85
SUI93973	7.3	2.8	4.4	3.4	2.6	0.38	0.60	0.36	0.47	0.76

1) that represent the two taxa present in our collections. All specimens compare favorably in general appearance with the holotype figured by Gordon (1960, Pl. 28, Figs. 9-11; 1965, Pl. 23, Figs. 22-25) and his sectioned paratype (Gordon, 1960, Text-fig. 2A-B; Gordon, 1965, Figure 62A-B), except that the outer whorls of our material are fully testiferous.

The small specimens are planorbid through four whorls and a diameter of three-four mm. In their final volution, all become thickly subdiscoidal ($W/D = .39-.66$; Tables 1-2) with depressed whorls ($H/W = .71-.87$; Tables 1-2). The specimens differ significantly in their umbilical ratio. One group decreases $Umin/D$ from $> .50$ in the planorbid stage to $.22-.29$ for the final volution (Plate 2, Figure 2), while the other group (Plate 1, Figure 1) essentially maintains its evolute ratio $Umin/D = .37-.43$. In comparison, Gordon's figured specimens are planorbid through four whorls, but neither the holotype nor sectioned paratype exhibits any closure of the umbilical area ($Umin/D$ is nearly $.60$ for both specimens), or the development of a subdiscoidal conch (W/D remains below $.40$ for both specimens). In contrast, final whorls of the type suite are depressed ($H/W = .69-.77$) to about the same extent as all our testiferous specimens.

The tests of these small specimens vary markedly in the character of their growth lirae and development of constrictions. This variation in ornament is associated with differences in umbilical diameter. On the specimens with small umbilical diameter in the fifth whorl, the growth lirae are slightly to moderately crenulate with only a slight ventral sinus, and they are closely spaced and occasionally bunched through the final whorl (Plate 2, Figure 4). There is also a suggestion of revolving ornament near the venter, particularly at the constrictions, but those lirae are not distinct along the final whorl. Revolving ornament on the final quarter whorl of these specimens is represented by two then three low, but distinct, parallel bands extending from the rounded umbilical shoulder approximately $.5$ mm onto the conch flank (Plate 2, Figure 4). Three constrictions replicating the shape of the growth lirae are clearly visible in the outer whorls of all specimens possessing crenulate lirae (Plate 2, Figures 1-2). Those Fayetteville forms with a wide umbilical diameter in the final whorl have growth lirae that are not crenulate and exhibit a regular spacing of five per mm in the final half volution (Plate 1, Figure 1). The growth lirae form only a slight sinus on the venter and

the conchs lack constrictions for the most part, although one of our specimens clearly has a constriction in its final half whorl. All of the smallest specimens regardless of growth lirae or umbilical diameter exhibit the irregularly spaced, weak, node-like swellings along the umbilical shoulder observed by Gordon in the type suite of *F. planorbis*. The outer whorls of all the small specimens in our collections are living chambers and sutures were not examined on any of the specimens. Nevertheless, we are struck by the similarity of the suture figured for the holotype of *F. planorbis* and that for *F. frischoensis* at an equivalent diameter figured by Saunders (1973, Fig. 10B).

Clearly two taxa are represented in the smallest specimens of our collection, and possibly in Gordon's type suite for *Fayettevillea planorbis*. Both forms are planorbid through four whorls, but *F. planorbis* retains its large umbilical diameter, and possesses growth lirae that are regularly spaced and not crenulate. There is no suggestion of revolving ornament on the conch and it typically lacks constrictions, although they may be present as in the holotype. In the associated group, the final whorl reduces its umbilical diameter, while the growth lirae are irregularly spaced, and crenulate. They possess constrictions and revolving ornament as bands extending from the umbilical shoulder onto the conch flanks. This group is described herein as *Pseudofayettevillea gordoni* n. gen. and n. sp.

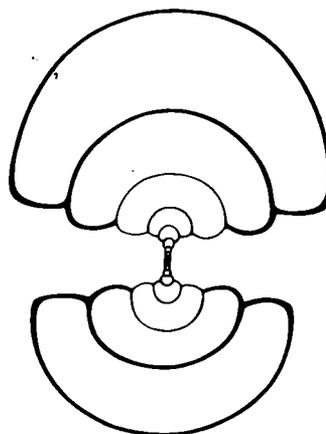


Figure 1.- Cross section of *Pseudofayettevillea gordoni* n. gen. and n. sp., upper member, Fayetteville Shale, I-540 highway excavation, Washington County, Arkansas, SUI 93986, D = 23.5mm, 3x.

A growth series comprising twenty specimens with diameters of 10-20 mm clearly differentiate *Fayettevillea planorbis* and *Pseudofayettevillea gordoni* in our collections from the upper Fayetteville Shale. The specimens of *F. planorbis* continue to exhibit straight, widely, but regularly, spaced growth lirae expanding to approximately three per mm. Constrictions appear consistently at about 18 mm diameter and number three per whorl as in *P. gordoni*. Of particular importance is the development at about 15 mm diameter of a

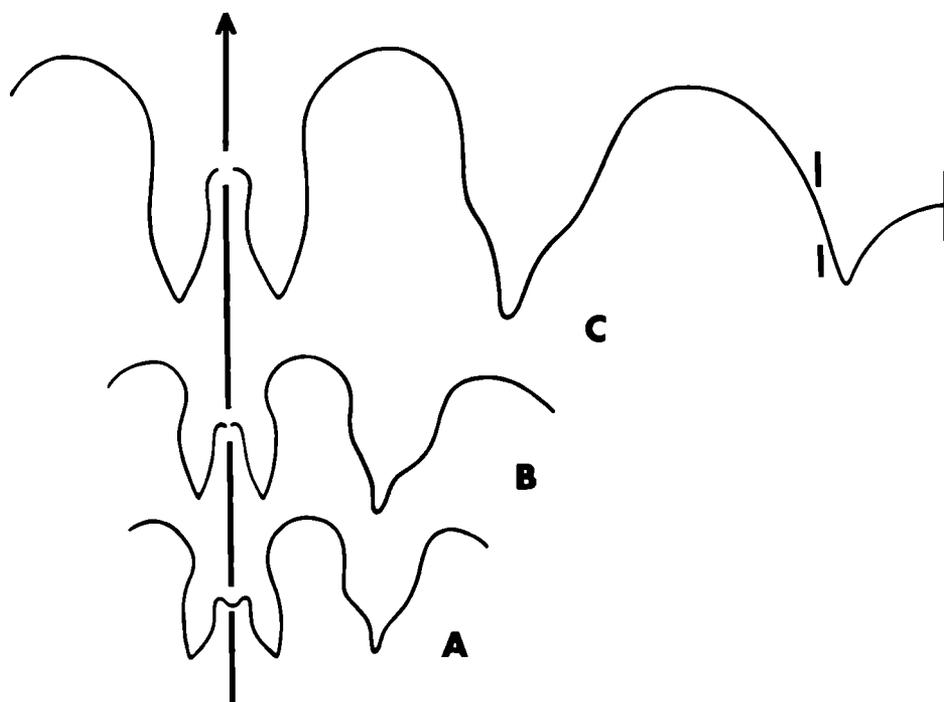


Figure 2.- External sutures of *Fayettevillea planorbis* Gordon, 1965 from the upper member, Fayetteville Shale, I-540 highway excavation, Washington County, Arkansas. A, SUI 93184, D = 13mm, 4.6x; B, SUI 93184, D = 18mm, 4.6x; C = SUI 93167, D = 35mm, 4.6x, reversed for comparison.

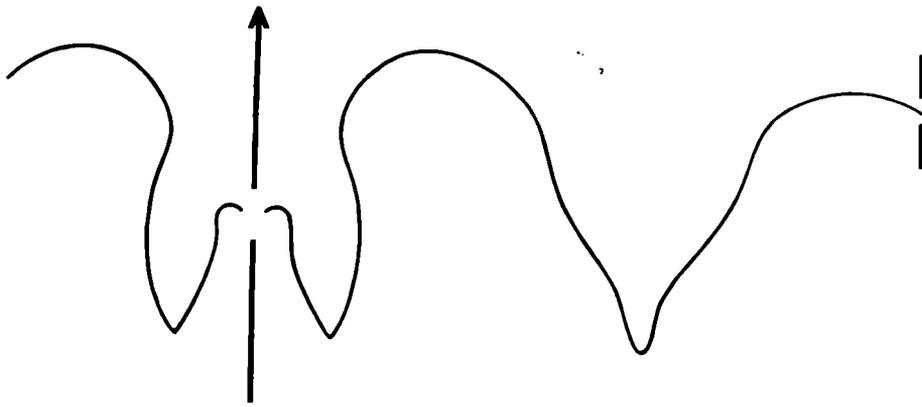


Figure 3.- External suture of *Pseudofayettevillea gordonii* n. gen. and n. sp., SUI 93202, D = 18mm, 11.5x.

single revolving ridge formed by tight crenulation of the growth lirae as they cross the still rounded umbilical shoulder. Umbilical diameter begins to widen beyond 15 mm diameter ($U_{min}/D > .30$; Table 1), while the conch becomes subdiscoidal ($W/D < .70$; Table 1) with moderately depressed whorls ($H/W = < .80$; Table 1). Specimens of *P. gordonii* retain their distinctive crenulate, irregularly spaced growth lirae through 15-16 mm diameter, after which the lirae become smooth and widely spaced (two-three per mm). Constrictions are present throughout the growth series. Revolving ridges formed by tight crenulation of the growth lirae ornament the umbilical region of the conch (Plate 2). These ridges increase progressively from three at diameters < 10 mm to four or five at diameters approaching 20 mm. They begin at the angular umbilical shoulder and extend onto the conch flank for nearly two mm at $D = 20$ mm (Plate 2). Umbilical diameter remains .30 or less through the entire growth series (Table 2), while the conch becomes subglobose ($W/D = .73-.89$; Table 2) with moderately de-

pressed whorls ($H/W = .49-.71$; Table 2). We prepared eight sections of *P. gordonii* to prove that mature specimens did possess a planorbid stage as indicated by our growth series. Unfortunately, preservation of the planorbid stage in each section was poor, and our cross section (Figure 1) is reconstructed. Nevertheless, specimens that we refer to *P. gordonii* with diameters > 10 mm clearly possess a planorbid stage like *F. planorbis* (Plate 2), thus confirming our differentiation of two species within the smallest specimens in our collection. Sutures of *F. planorbis* for diameters 10-20 mm (Figure 2) are typically goniatitic and resemble those of *F. frisicoensis* at equivalent diameters figured by Saunders (1973, Fig. 10), except that the lateral lobe is narrower, directed slightly ventrad, and is slightly longer than the asymmetrical ventral prongs. A suture of *P. gordonii* drawn at a diameter of 18 mm (Figure 3) is also typically goniatitic, but it can be distinguished from *F. planorbis* by symmetrical, lanceolate ventral prongs and a wide lateral lobe that is as long as the ventral prongs and symmetrically placed on the conch flank.

There are twenty specimens with diameters greater than 20 mm in our collections of *Fayettevillea planorbis* and *Pseudofayettevillea gordonii*. The generic characteristics of both taxa are established clearly by 20 mm. With larger size, *F. planorbis* becomes more evolute, increasing its umbilical diameter ($U_{min} = .35-.54$; Table 1), while the conch becomes progressively subdiscoidal ($W/D = .52-.64$; Table 1), and the whorls become depressed ($H/W .49-.68$; Table 1). A cross section of a mature *F. planorbis* is illustrated in Figure 4. Constrictions characterize all larger specimens, numbering three per whorl. Growth lirae remain widely spaced (one-two per mm), and there is a regular pattern developed where some or all the lirae do not extend to the umbilical shoulder at diameters > 23 mm. The umbilical shoulders are distinctly angular by 23 mm diameter (Figure 4), and they remain ornamented by a sin-

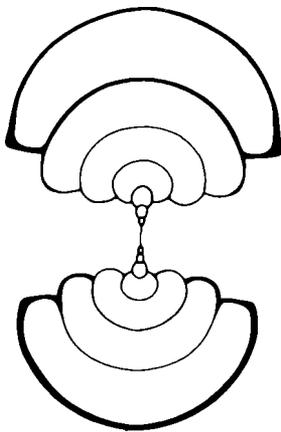


Figure 4.- Cross section of *Fayettevillea planorbis* Gordon, upper member, Fayetteville Shale, I-540 highway excavation, Washington County, Arkansas, SUI 93968, D = 23.2mm, 3x. Ammonitella is crushed.

Table 2. Conch dimensions (mm) and proportions of *Pseudofayettevillea gordonii*, n. gen., n. sp., from the Fayetteville Formation, Fayetteville, Arkansas.

SPECIMEN	DIAM.	Umin.	Umax.	W	H	Umin/D	Umax/D	H/D	W/D	H/W
SUI93974	41.8	10.5	12.5	30.2	18.5	0.25	0.30	0.44	0.72	0.61
SUI93975	31.9	8.9	10.4	25.5	14.3	0.28	0.33	0.45	0.80	0.56
SUI93976	31.2	9.9	11.4	25.5	12.0	0.32	0.37	0.38	0.82	0.47
SUI93977	30.6	7.0	9.0	21.8	16.6	0.23	0.29	0.54	0.71	0.76
SUI93978	28.7	7.9	9.1	23.1	11.1	0.28	0.32	0.39	0.80	0.48
SUI93979	28.3	6.5	7.5	21.0	11.8	0.23	0.27	0.42	0.74	0.56
SUI93980P	27.5	7.5	9.0	18.5	13.4	0.27	0.33	0.49	0.67	0.72
SUI93981	27.0	6.5	8.8	19.9	11.0	0.24	0.33	0.41	0.74	0.55
SUI93982	26.3	7.0	8.5	18.2	10.3	0.27	0.32	0.39	0.69	0.57
SUI93983	25.8	6.9	8.4	16.7	10.3	0.27	0.33	0.40	0.65	0.62
SUI93984	25.5	6.3	7.8	19.0	10.5	0.25	0.31	0.41	0.75	0.55
SUI93064H	24.5	5.5	7.2	19.0	12.3	0.22	0.29	0.50	0.78	0.65
SUI93985	23.8	5.8	7.8	18.7	10.1	0.24	0.33	0.42	0.79	0.54
SUI93060	23.8	4.3	5.2	19.8	12.0	0.18	0.22	0.50	0.83	0.61
SUI93986P	23.5	5.3	6.7	17.0	10.4	0.23	0.29	0.44	0.72	0.61
SUI93987	22.8	6.0	7.3	19.1	10.2	0.26	0.32	0.45	0.84	0.53
SUI93988	22.7	6.2	8.1	14.2	9.0	0.27	0.36	0.40	0.63	0.63
SUI93989	22.3	4.8	6.0	16.8	10.0	0.22	0.27	0.45	0.75	0.60
SUI93990	21.9	5.0	7.0	16.5	10.0	0.23	0.32	0.46	0.75	0.61
SUI93991	21.5	6.2	7.3	17.5	9.3	0.29	0.34	0.43	0.81	0.53
SUI93992	19.8	4.1	5.6	17.0	9.5	0.21	0.28	0.48	0.86	0.56
SUI93993	19.7	4.9	5.2	15.0	9.8	0.25	0.26	0.50	0.76	0.65
SUI93994	19.0	5.5	6.9	15.3	7.5	0.29	0.36	0.39	0.81	0.49
SUI93995	17.5	3.9	5.5	15.6	9.1	0.22	0.31	0.52	0.89	0.58
SUI93168	16.4	3.1	5.2	13.2	8.1	0.19	0.32	0.49	0.80	0.61
SUI93175	16.0	3.3	4.4	12.7	8.5	0.21	0.28	0.53	0.79	0.67
SUI93996	15.5	3.7	5.1	13.2	6.9	0.24	0.33	0.45	0.85	0.52
SUI93169	15.0	4.0	4.9	12.0	8.0	0.27	0.33	0.53	0.80	0.67
SUI93172	14.5	3.7	4.6	11.7	7.2	0.26	0.32	0.50	0.81	0.62
SUI93176	12.4	3.0	4.2	9.2	5.5	0.24	0.34	0.44	0.74	0.60
SUI93997	12.4	3.7	4.6	9.5	5.0	0.30	0.37	0.40	0.77	0.53
SUI93998	11.5	3.5	4.3	8.9	5.8	0.30	0.37	0.50	0.77	0.65
SUI93174	11.3	3.0	4.0	8.3	5.9	0.27	0.35	0.52	0.73	0.71
SUI93999	10.0	2.9	3.9	6.6	5.3	0.29	0.39	0.53	0.66	0.80
SUI93168P	6.7	1.5	3.3	3.5	2.5	0.22	0.49	0.37	0.52	0.71

gle crenulate ridge (Plate 1). Conchs of *P. gordonii* lose their crenulate growth lirae before 20 mm diameter and the lirae become widely spaced (two-three per mm). Three-four constrictions are present on all specimens (Plate 2). Our largest specimen ($D = 67.6$ mm) has an angular umbilical shoulder ornamented with five revolving ridges (Plate 2). One of those ridges is on the umbilical wall, one on the shoulder, and the remaining three are on the conch flank through a width of 1.5 mm. Other specimens with diameters > 20 mm have four or five ridges formed by crenulations of the lirae on the flanks and shoulders of the conch (Plate 2). The conchs of *P. gordonii* at diameters > 20 mm are subglobose ($W/D .63-.84$; Table 2), with moderately depressed whorls ($H/W .47-.76$; Table 2), and a narrow, slightly evolute umbilicus ($U_{min}/D .18-.32$; Table 2).

A mature suture of *F. planorbis* is available from a specimen of 35 mm diameter (Figure 2,C). That suture compares favorably with those of *F. friscoensis* (Saunders, 1973, fig. 10), although *F. planorbis* possesses a narrower lateral lobe that extends below the ventral prongs. Otherwise, the two are generalized goniatitic sutures with a median saddle falling at approximately half the distance between the tips of the ventral prongs and top of the first lateral saddle. Ventral and lateral lobes are pointed, attenuate, and only slightly expanded medially. The umbilical lobe is slightly ventrad of the midpoint of the umbilical wall. The internal suture was not seen. Larger specimens of *P. gordonii* do not preserve their sutures.

DIFFERENTIATION OF *FAYETTEVILLEA* AND *PSEUDOFAYETTEVILLEA* FROM OTHER SIMILAR GENERA

As described in the preceding section, *Fayettevillea* can be distinguished from *Pseudofayettevillea* at diameters < 20 mm by noncrenulate, widely and evenly spaced growth lirae, and narrow conch ($W/D < .75$) with moderately depressed whorls ($H/W < .71$), and a single crenulate ridge located on the umbilical shoulder at diameters > 15 mm. It tends to lack constrictions at diameters < 20 mm. *Pseudofayettevillea* has crenulate lirae that are irregularly spaced, three-four constrictions per whorl at all growth stages, and a subglobose conch ($W/D > .73$) with depressed whorls ($H/W < .71$). The umbilical shoulders and conch flank are ornamented by at least three revolving ridges formed by crenulate lirae. At diameters > 20 mm, *Fayettevillea* becomes evolute with a $U_{min}/D > .35$ and retains its single revolving ridge on the distinctly angular umbilical shoulder. In contrast, *Pseudofayettevillea*, has at least five revolving ridges formed by crenulate lirae that may extend from the umbilical wall

onto the conch flank, three-four constrictions per whorl, and a subglobose conch ($W/D > .63$) with depressed whorls ($H/W < .76$) and a narrow umbilicus ($U_{min} < .33$). The suture of *F. planorbis* displays slightly asymmetrical ventral prongs and a narrow, attenuate, medially expanded lateral lobe that is slightly longer than the prongs, and projects slightly ventrad of the midline of the conch flank (Figure 2). The suture of *P. gordonii* has symmetrical, lanceolate prongs and a symmetrical, equilateral lateral lobe that is the same length as the ventral prongs (Figure 3).

The general conch form of both mature *Fayettevillea* and *Pseudofayettevillea* can be found replicated by species of *Cravenoceras*, *Eoasianites*, and *Glaphyrites*, although none of these forms typically has planorbid early whorls. *Eoasianites* possesses nodose ornament on its umbilical shoulder and a mature suture with pouching of both ventral prongs and lateral lobe. *Cravenoceras* remains unornamented throughout its ontogeny and has a narrower ventral lobe with significantly shorter ventral prongs. Both can be differentiated from *Fayettevillea* and *Pseudofayettevillea* on the basis of ornament and suture. *Glaphyrites* and *Syngastrioceras* can have spiral ornament on their umbilical shoulders, but both forms typically have a more narrow umbilicus and a subglobose to globose conch. The mature sutures of *Fayettevillea* and *Pseudofayettevillea* lack the medial expansion and slight splaying of the ventral prongs found in *Syngastrioceras*, and exhibit narrower sutural elements than would be typical for species of *Glaphyrites*.

Wagner-Gentis (1963) proposed *Tympanoceras getinoi* from the Griotte Limestone (Namurian E₂) near Getino (León), Spain. The age, large umbilical size, angular shoulder and general sutural character suggest that this species may represent *Fayettevillea*, but no ornament or growth lines are preserved. The species is unlikely referable to *Tympanoceras*, even though that assignment was accepted by Ruzhencev and Bogoslovskaya (1971, p. 268), because it lacks the distinctive constrictions of that genus and its conch is subdiscoidal ($W/D = .47$) instead of subglobose (W/D for typical *Tympanoceras* is .55-.86 for mature specimens).

Planorbid early whorls characterize *Parafayettevillea*, *Zephyroceras* and *Zidadarites*, but the three genera have been differentiated on the basis of sutural differences. *Parafayettevillea* was proposed as a subgenus of *Fayettevillea* by Yang (1986), and raised to generic rank by Horn *et al.* (1989). The genus was apparently regarded as tiny or dwarfed as all specimens are < 11 mm diameter. It may be differentiated by its immature suture with a low median saddle that produces short ventral prongs, a ventral lobe with straight to divergent sides

and a pointed lateral lobe rather than the medially constricted ventral lobe and rounded lateral lobe of immature *F. planorbis*. While these differences seem consistent, the type material of the several species referred to *Parafayettevillea* is all immature and the genus is probably not recognizable at larger diameters.

Zephyroceras (type species *E. (Z.) asturicum*) was proposed as a subgenus of *Eoasiarites* by Kullmann (1962) and raised to generic rank by Ruzhencev and Bogoslovskaya (1971). It includes conchs with a moderately wide (U/D = .30-.40 for type species) to narrow umbilicus (U/D = .15 in *Z. kiaense* Ruzhencev and Bogoslovskaya), and broad, pointed ventral prongs and lateral lobe. The median saddle lies above the midpoint of the ventral lobe producing long prongs and the lateral lobe is shorter than the ventral lobe. In conch form, *Zephyroceras* superficially resembles *Fayettevillea*, but the two genera can be differentiated readily by their sutures. *Pseudofayettevillea* can be distinguished by its more subglobose conch, shorter ventral prongs, and a lateral lobe the same length as the ventral lobe.

Zidadarites (type species *Z. leveni*) was proposed by Nikolaeva (1997) for forms with *Fayettevillea*-like planorbid early whorls but possessing compressed whorls (H/W > 1.0) and a moderate to narrow umbilicus (U/D < .38). Thus, its conch does not resemble either *Fayettevillea* or *Pseudofayettevillea*. Suture for the type of *Zidadarites* was taken from a specimen of small diameter, probably 10 mm or less. It is characterized by a widely divergent ventral lobe with low median saddle and short prongs in combination with a narrow, pointed lateral lobe that is shorter than the ventral prongs. This suture does not resemble that of immature *Fayettevillea* at equivalent diameter because of its divergent ventral lobe and pointed lateral lobe. The immature suture of *Pseudofayettevillea* is not known. Nikolaeva (1997) included *Cravenoceras bransoni* Saunders (1973) in *Zidadarites*. The broad, nonattenuate lateral lobe of that species is consistently shorter than the ventral lobe and it does not resemble that of either *Fayettevillea* or *Pseudofayettevillea*.

SYSTEMATIC PALEONTOLOGY

Family GLAPHYRITIDAE Ruzhencev and Bogoslovskaya, 1971

Subfamily FAYETTEVILLEINAE Ruzhencev and Bogoslovskaya, 1971

Diagnosis.- Glaphyritids that are planorbid through four whorls. Immature suture for diameters < 10 mm with very low medial saddle and very short prongs. Ventral lobe parallel sided to divergent, combined with a moderately

wide lateral lobe that is either rounded or pointed. Mature forms with small to moderate umbilicus (U/D = .25-.40), and may become progressively evolute, conch subglobose to subdiscoidal (W/D = .30-.70), with compressed to depressed whorls (H/W = .50- >1.0). Mature suture typically goniatitic with moderate to low median saddle, asymmetrical to slightly asymmetrical prongs, and attenuate, broad to narrow lateral lobe. Constrictions common. Growth lirae crenulate to noncrenulate. Umbilical region can be ornamented with one or more revolving ridges produced by liral crenulations. Mature whorl shoulders tend to be angular.

Comments.- We follow Titus (1996) in reassigning the Subfamily Fayettevilleinae to the Family Glaphyritidae. Ruzhencev and Bogoslovskaya (1971, p. 335) assumed that their rediagnosed *Fayettevillea* arose from *Rhymmoceras*, and its appearance heralded their *Fayettevillea-Delepinoceras* genozone (Nm_c), which they correlated with the Arnsbergian Stage (E₂). They did not realize that *Rhymmoceras* and *Fayettevillea* are essentially the same age (Pendleian Stage, E₁) and cannot represent ancestor-descendant. Conchs of the Rhymoceratidae are evolute, widely umbilicate, discoidal and characterized by strong revolving ornament. Ventral lobes in the family tend to have short prongs, may be divergent, and their lateral lobes are shorter than the ventral prongs. None of these characteristics are found in the component fayettevilleinan genera: *Fayettevillea*, *Parafayettevillea*, *Pseudofayettevillea*, *Zephyroceras*, and *Zidadarites*, which are more compatible with glaphyritids.

Distribution.- Lower Namurian strata (E₁-E₂), northern hemisphere, worldwide.

PSEUDOFAYETTEVILLEA GORDONI

N. GEN. & N. SP.

Plate 2; Figures 1, 3

Diagnosis.- Fayettevilleinan ammonoids with four initial whorls planorbid becoming subglobose (W/D = .70-.90) with depressed whorls (H/W = .30-.50) and moderately evolute, narrow umbilicus (Umin/D = .25-.35). Conch ornamented by crenulate, irregularly bunched, closely spaced growth lirae through 15-16 mm diameter becoming noncrenulate and regularly spaced thereafter. Umbilical shoulder and conch flank immediately ventrad of umbilical shoulder ornamented by revolving ridges formed by liral crenulations; three at diameters < 10 mm and as many as five at larger diameters. Constrictions common; three in early whorls, and four at diameters above 20 mm. Living chamber > 360°. Suture with median saddle at midpoint of lobe, producing spatulate, symmetrical prongs. Lateral lobe slightly narrow, attenuate and same length as prongs.

Comments.- The genus name recognizes the potential confusion with planorbid specimens of *Fayettevillea planorbis*. The species is named for the late Mackenzie Gordon Jr., formerly with the U.S. Geological Survey, in recognition of his contribution to the understanding of the Fayetteville ammonoid assemblage. The genus is monotypic.

Distribution.- The type material and all known specimens are from the upper Fayetteville Shale exposed during construction of Interstate 540 at West Fork, Arkansas (SW 1/4, SW 1/4, sec. 29, T 15 N, R 30 W, West Fork 7 1/2' quadrangle, Washington County, Arkansas). The taxon has not been recognized elsewhere. The ammonoid-bearing horizons in the upper Fayetteville Shale correlate to the Fraileys through Waltersburg Formation of the type Chesterian Series in the North American midcontinent (Meeks *et al.*, 1997). Based on the presence of *Tumulites varians* McCaleb, Quinn and Furnish, the

upper Fayetteville represents the middle Pendelian Stage (E₁b) of the Namurian Series of western Europe (Meeks *et al.*, 1997).

Types.— The holotype (SUI93064), paratypes (SUI93168, SUI93980 and SUI 93986), measured specimens (See Table 2) and other remaining specimens referable to *Pseudofayettevillea gordonii* are deposited in the Department of Geology, University of Iowa, Iowa City, Iowa, USA.

ACKNOWLEDGEMENTS

We thank Alan L. Titus, College of Southern Idaho, for useful discussions of problems involving the discrimination of *Fayettevillea* from other middle Carboniferous ammonoid taxa. We also thank our Russian colleagues Svetlana Nikolaeva and Tatyana Leonova for encouraging our participation in the Ruzhencev commemorative volume.

REFERENCES

- Gordon, M., Jr. 1960. Some American Midcontinent Carboniferous Cephalopods, *Journal of Paleontology* 34(1):133-151.
- Horn, K., Kullmann, J., Oliveira, J.T. 1989. New Goniatite Horizons at the Visean/Namurian boundary in southwest Portugal, *Bulletin de la Société Belge de Géologie* 98(3/4):475-481.
- Kullmann, J. 1962. Die goniatiten der Namur Stufe (Oberkarbon) im Kantabrischen Gebirge, Nordspanien. *Akademie der Wissenschaften und der Literatur-Abhandlungen der Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Klasse* 6, 377 pp.
- McCaleb, J.A., Quinn, J.H., and Furnish, W.M. 1964. The Ammonoid Family Girtyoceratidae in the southern Midcontinent: Oklahoma Geological Survey Circular 67, 41 pp.
- Meeks, L.K. 1997. Ammonoid Taphonomy, Biostratigraphy and Lithostratigraphy of the Fayetteville Formation (Mississippian-Chesterian) in its Type Area, northwest Arkansas: unpublished Ph.D. dissertation, University of Iowa, 154 pp.
- Meeks, L.K., Titus, A.L., and Manger, W.L. 1997. Taphonomy and Biostratigraphy of Ammonoid Cephalopods, Fayetteville Shale (Middle Chesterian, Mississippian), northern Arkansas, United States, pp. 311-317, in: Podemski, M., Dybova-Jachowicz, S., Jaworski, K., Jureczka, J., and Wagner, R. (eds.), *Proceedings of the XII International Congress on the Carboniferous and Permian*, Krakow, Poland, part 1.
- Nikolaeva, S.V., 1997. Ammonoids from the Lower Carboniferous of the Southwest Darvaz (Central Asia) and their bearing on the interregional correlations: *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie*, 203(2): 221-237.
- Nikolaeva, S.V. 1999. Morphological Diversity of Ammonoids from the Lower Namurian of Central Asia, pp. 295-314, in: Oloriz, F. and Rodriguez-Tovar, F.J. (eds.), *Advancing Research on Living and Fossil Cephalopods*: Kluwer Academic/Plenum Publishers, New York.
- Ruzhencev, V.E. and Bogoslovskaya, M.F., 1971. Namurian Time in Ammonoid Evolution, Early Namurian Ammonoids: *Transactions of the Palaeontological Institute, Academy of Sciences of the USSR*, v. 133, 382 pp.
- Saunders, W.B., 1973. Upper Mississippian Ammonoids from Arkansas and Oklahoma: *Geological Society of America Special Paper* 145, 110 pp.
- Saunders, W.B., 1975. The Upper Mississippian *Eumorphoceras richardsoni*-*Cravenoceras friscoensis* Ammonoid Assemblage, North American Midcontinent. *Compte rendu, Septième Congrès International de Stratigraphie et de Géologie du Carbonifère*, Krefeld, Part IV, pp. 201-207.
- Saunders, W.B. and Swan, A.R.H. 1984. Morphology and Morphologic Diversity of Mid-Carboniferous (Namurian) Ammonoids in Time and Space, *Paleobiology* 10(2): 195-228.
- Saunders, W.B., Manger, W.L., and Gordon, M., Jr. 1977. Upper Mississippian and Lower and Middle Pennsylvanian Biostratigraphy of northern Arkansas, pp. 117-137, in: Sutherland, P.K. and Manger, W.L. (eds.), *Upper Chesterian-Morrowan Stratigraphy and the Mississippian-Pennsylvanian Boundary in northeastern Oklahoma and northwestern Arkansas*, Oklahoma Geological Survey Guidebook 18.
- Titus, A.L. 1996. Late Mississippian (Arnsbergian Stage-E₂) Paleogeography and Ammonoid Paleontology of the Antler Foreland Basin, California, Nevada, and Utah. unpublished Ph.D. dissertation, Washington State University, 290 pp.
- Wagner-Gentis, C.H.T. 1963. Lower Namurian Goniatites from the Griotte Limestone of the Cantabric mountain chain: *Notas y Comunicaciones, Instituto Geológico y Minero de España*, no. 69, pp. 5-42.
- Yang, F. 1986. Late Early Carboniferous ammonoids from Chenmazijing of Zhongning, Ningxia, *Acta Palaeontologica Sinica* 25:260-271.
- Yiping, R. and Zuren, Z. 1987. Carboniferous Cephalopods in Ningxia Hui Autonomous Region, in: *Namurian Strata and Fossils of Ningxia, China*, Nanjing University Press, pp. 55-177.

ФОТОТАБЛИЦЫ И ОБЪЯСНЕНИЯ К НИМ

PLATE 1

Fayettevillea planorbis Gordon, 1965 from the Fayetteville Shale (Chesterian-Mississippian) in its type region. Figures 1-10 are specimens from the upper member, I-540 highway excavation near West Fork, Arkansas. Figures 11-13 is a specimen from the lower member, Washington Mountain excavation, Fayetteville, Arkansas. All specimens coated with sublimate of ammonium chloride, and repositied in the Department of Geology, University of Iowa, Iowa City, Iowa, United States. 1, SUI 93127, 3.8x; 2-3, SUI 93971, 3.0x; 4-5, SUI 93076, 2.4x; 6-7, SUI 93077, 1.8x; 8, SUI 93968, prior to sectioning, 1.8x; 9-10, SUI 93163, 1.8x; 11-12, SUI 93164, 1x; 13, SUI 93164, 2.4x.

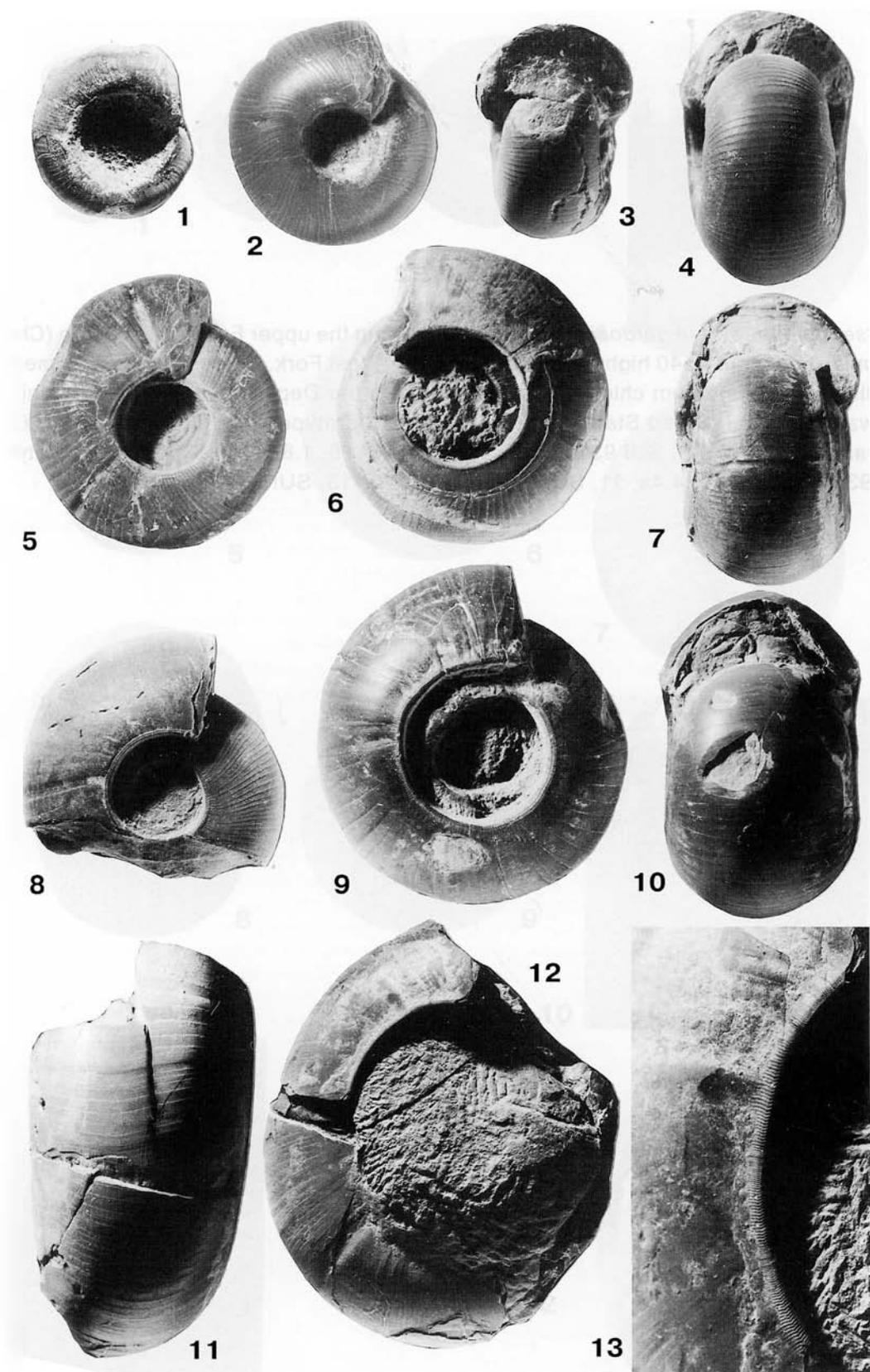
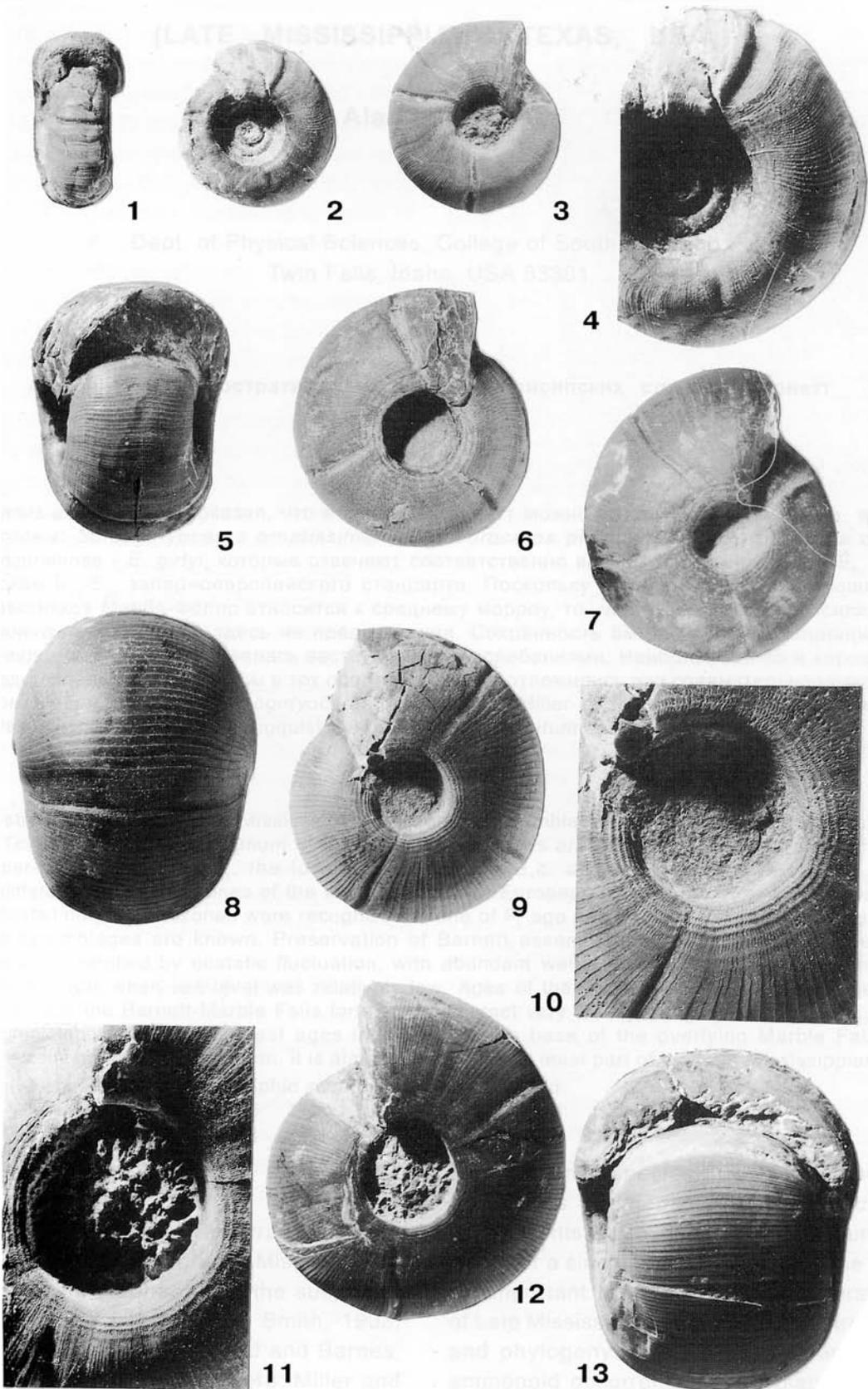


PLATE 2

Pseudofayettevillea gordonii n. gen. and n. sp. from the upper Fayetteville Shale (Chesterian-Mississippian) from the I-540 highway excavation near West Fork, Arkansas. All specimens coated with sublimate of ammonium chloride, and repositied in the Department of Geology, University of Iowa, Iowa City, Iowa, United States. 1-2, SUI 93168, paratype, 4.4x; 3, SUI 93174, 2.6x; 4, SUI 93168, paratype, 9.6x; 5-6, SUI 93176, 3.5x; 7, SUI 93175, 1.8x; 8-9, SUI 93064, holotype, 1.9x; 10, SUI 93064, holotype, 4.4x; 11, SUI 93975, 3.4x; 12-13, SUI 93975, 1.7x.



AMMONOID BIOSTRATIGRAPHY OF THE BARNETT SHALE (LATE MISSISSIPPIAN), TEXAS, USA

Alan L. Titus

Dept. of Physical Sciences, College of Southern Idaho,
Twin Falls, Idaho, USA 83301

Аммоноидная биостратиграфия верхнемиссисипских сланцев Барнетт
в Техасе, США

Алан Л.Титус

Анализ аммоноидей показал, что в сланцах Барнетт можно выделить, как минимум, три биозоны: *Sulcogirtyoceras ornatissimum*, *Edmooroceras plummeri* и *Eumorphoceras* cf. *transuralense* - *E. girtyi*, которые отвечают соответственно верхам P_2 , нижней части E_{1c} и верхам E_{1c} - E_{2b} западноевропейского стандарта. Поскольку основание перекрывающих известняков Марбл-Фоллс относится к среднему морроу, то часть верхнего миссисипия-нижнего пенсильвания здесь не представлена. Сохранность аммоноидных ассоциаций, по-видимому, контролировалась эвстатическими колебаниями. Наиболее полно и хорошо представлены эти комплексы в тех осадках, которые отложились при сравнительно низком уровне моря. Описаны *Sulcogirtyoceras ornatissimum* Miller et Youngquist, 1948, *Edmooroceras plummeri* Miller et Youngquist, 1948 и *E. tenuicostatum* sp. nov.

Abstract. Analysis of Late Mississippian ammonoid assemblages found in the Barnett Shale of Texas shows that a minimum of three distinct biozones are present. These represent the upper-most portion of P_2 , the lower portion of the E_{1c} , and the later E_{1c} through E_{2b} undifferentiated chronozones of the standard western European succession. Previous studies indicated only two biozones were recognizable, one of P_2 age and another of E_1 age. No post- E_{2b} assemblages are known. Preservation of Barnett assemblages appears to have been strongly controlled by eustatic fluctuation, with abundant well-preserved material found only from intervals when sea-level was relatively low. Ages of the youngest Barnett assemblages found near the Barnett-Marble Falls formational contact vary widely, ranging from E_{1c} to E_{2b} unpredictably. Since the oldest ages indicated for the base of the overlying Marble Falls Limestone are middle Morrowan, it is almost certain that at least part of the Late Mississippian-Early Pennsylvanian stratigraphic record is not represented.

INTRODUCTION

The Barnett Shale of central Texas (figure 1) contains a prolific Late Mississippian ammonoid fauna that has been the subject of numerous studies (Hyatt, 1893; Smith, 1903; Plummer and Scott, 1937; Cloud and Barnes, 1948; Miller and Youngquist, 1948; Miller and Downs, 1950; Gries, 1970, Schwarz, 1975). Although Barnett outcrops are relatively limited, the formation has yielded the holotypes for nine

currently valid species, two of which serve as genotypes (*Edmooroceras* and *Pachylyrocera*). This is an unusually high number of types for a single formation, making the Barnett an important reference for the understanding of Late Mississippian ammonoid biostratigraphy and phylogeny. Unfortunately, many Barnett ammonoid occurrences are isolated localities that are nearly impossible to place into a superpositional relationship by direct lithostratigraphic correlation. This, in turn, has led to

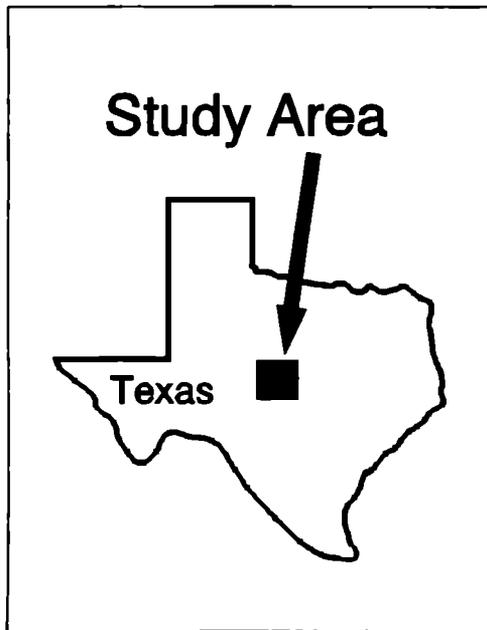


Figure 1. Reference map of Texas showing general location of Barnett outcrops discussed in this report.

different authors reaching conflicting conclusions about Barnett biostratigraphy. Advances in taxonomy and biostratigraphy made elsewhere since the last systematic treatment of Barnett material (Schwarz, 1975) have clarified many previously uncertain phylogenetic and biostratigraphic relationships of Barnett taxa. Intensive collecting efforts by R. H. Mapes during the 1970's have also shown that previously undocumented taxa occur in the formation, especially in prolific Pendleian Stage equivalents (E Chronozone of Britain). This new data, accompanied by re-appraisal of the literature, shows the Barnett contains an extremely rich, although discontinuous, Chesterian ammonoid succession. It also shows that a full systematic re-evaluation of the Barnett is needed, including re-collection of classic localities at higher resolution intervals. Until such work is conducted, conclusions based on presently available literature must be regarded as tentative. However, the general biostratigraphic details of the Barnett are now clear enough to warrant publication.

LITHOSTRATIGRAPHY

The name Barnett Shale was proposed by Plummer and Moore (1922) to replace the term «Lower Bend Shale» of Udden *et al.*

(1916), which had been used to describe the Mississippian portion of the Bend Formation. The type section is located a few kilometers southeast of San Saba, Texas, where it rests with apparent conformity on the Lower Mississippian Chappel Limestone. Poorly-fossiliferous non-concretionary petroliferous laminated black to dark brown mudstone characterizes the lower portion of the formation. Rare specimens of large *Rayonoceras* nautiloids occur in this interval (Schwarz, 1975). Large micrite concretions containing occasional ammonoids characterize the middle portion of the formation, while the upper part is mostly shale mixed with phosphatic calcareous lenses and beds containing abundant calcareous and phosphatized fossils (figure 2). Thickness of the Barnett throughout the Llano uplift is variable, indicating erratic sediment supply and uneven basement. In the San Saba area, the formation is about 17 m thick. Much of the fossil taxa preserved in the shale facies are pelagic forms, suggesting at least hypoxic bottom conditions through much of its depositional history. Abundant phosphate, glauconite, and shell lags of pelagic taxa (Schwarz, 1975) clearly demonstrate the Barnett is a highly condensed sequence (Krajewski, 1984). Phosphatized fossils display corrosion on up-facing surfaces, indicating prolonged subaqueous exposure subsequent to replacement. A fairly sharp lithologic change occurs at the contact with the lower portion of the overlying Marble Falls Limestone, which consists largely of oolitic and oncolitic packstones and grain-stones dated as Bloyd or Atokan age (Liner *et al.*, 1979).

AMMONOID BIOSTRATIGRAPHY

Previous work

Smith (1903) first recognized the Barnett ammonoid fauna was entirely Mississippian in age and referred the assemblages to the St. Louis-Chester interval of the Upper Mississippian. Girty (in Roundy *et al.*, 1926) subsequently affirmed this opinion and correlated the Barnett with the lower portion of the Caney Shale of Oklahoma and the Moorefield Shale of Arkansas. An exhaustive review of the Barnett ammonoid fauna by Plummer and Scott (1937) led to the conclusion that the formation contained two distinct biostratigraphic zones, a lower one containing *Neoglyphioceras spp.*

Goniatites choctawensis Shumard, and *Adelphoceras meslerianum* Girty, and an upper one characterized by *Nuculoceras* spp., *Goniatites choctawensis* Shumard, *Cravenoceras richardsonianum* (Girty), and *Eumorphoceras bisulcatum* Girty. Miller and Youngquist (1948) subsequently concluded, quite erroneously, that only one zone was present in the Barnett and that it correlated with the upper portion of the Meramec Series. Essentially following Plummer and Scott, Schwarz (1975) recognized two ammonoid zones, representing undifferentiated P₁ and E₁, chronozone assemblage equivalents to the standard European succession.

Methods

Each individual Barnett ammonoid locality reported in the literature was analyzed in light of current systematics and biostratigraphy. Many proved to be unique, both in abundance and species composition, indicating they might represent distinct biostratigraphic horizons. Comparison of these isolated assemblages with those from reference sections in California, Nevada, Utah, Oklahoma, and Arkansas allows them to now be placed into the preliminary composite biostratigraphic framework outlined below. Subsequent to the literature analysis, many of the Barnett holotypes, which reside at the Smithsonian, were measured, described, and photographed. Supplemental material collected by R. H. Mapes from the San Saba area was also examined.

New Zonation

Sulcogirtyoceras ornatissimum Biozone.

- The oldest known clearly datable assemblage in the Barnett is characterized by *Lusitanoceras* spp., *Lusitanites* cf. *L. subcircularis* (Miller), *Pachylyroceras claudi* (Miller and Youngquist), *P. hyatti* (Gordon), and *Sulcogirtyoceras ornatissimum* (Miller and Youngquist) (figure 3). While crushed *Pachylyroceras* representing this assemblage occur widely in the Barnett, the only locality yielding abundant solid material is the famous quarry about 4.8 km SSE of San Saba. The most time sensitive element in this assemblage is *S. ornatissimus*, an extremely advanced form (see discussion under taxonomy) that was previously referred to *Edmooroceras* (Korn, 1988) but is here placed in *Sulcogirtyoceras*. *Sulcogirtyoceras* appears to

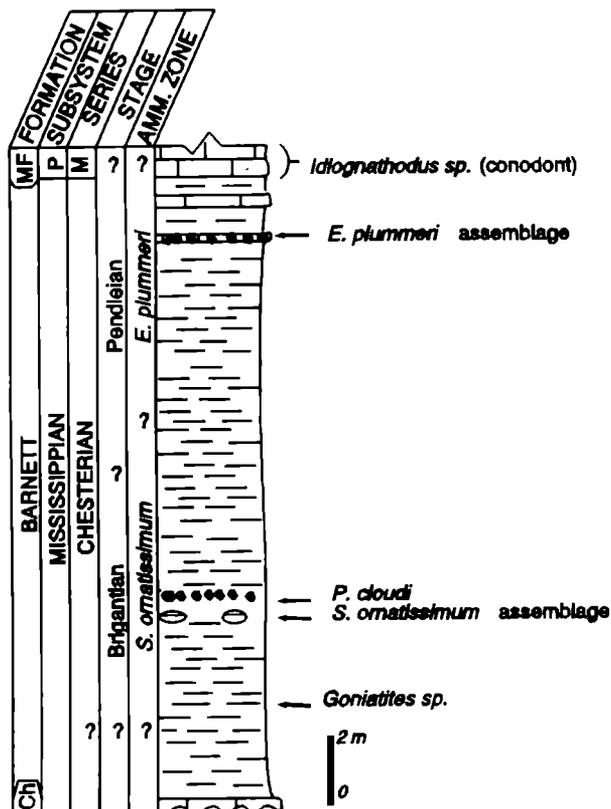


Figure 2. Measured section of Barnett Shale made in the type region at Chappel Hill, southwest of San Saba. Horizons where in situ ammonoid collections were made are indicated with arrows. Abbreviations are as follows: Ch - Chappel Limestone; MF - Marble Falls Limestone; P - Pennsylvanian; M - Morrowan; Amm. Zone - Ammonoid Biozone. Ammonoid generic abbreviations are as follows: P. - *Pachylyroceras*; S. - *Sulcogirtyoceras*; E. - *Edmooroceras*.

be the immediate ancestor to the early Namurian indices *Edmooroceras pseudocoronula* (Bisat) and *E. wedekindi* (Brüning). The biozone proposed here is a range zone whose lower limit is the first appearance of the nominate taxon and whose upper limit is defined by the first appearance of *Edmooroceras*. Sparse occurrences of goniatitids in beds (figure 2) below those that yield *S. ornatissimum* (e.g. *Goniatites* sp. from Schwarz's bed 8.5 of the Chappel Hill section) probably represent earlier Brigantian biozones, but preservation of the material precludes precise age assignment at this time.

Edmooroceras plummeri Biozone. - The next higher ammonoid assemblage in the succession consists largely of primitive glaphyritids and the North American endemic genus

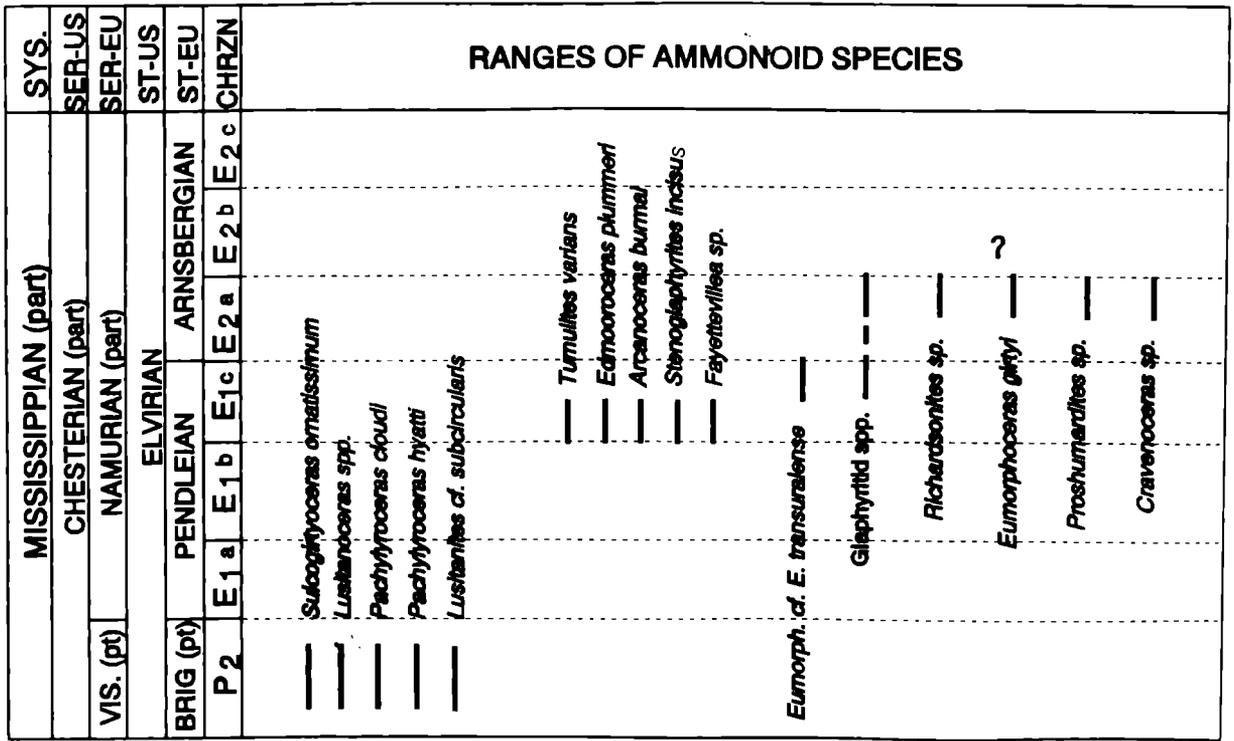


Figure 3. Ranges of all known ammonoid taxa in the Barnett Shale. Note concentration of taxa into upper P₂ and upper E₁-lower E₂ chronozones. Abbreviations are as follows: SYS - Subsystem; SER-US - United States Series; SER-EU - European Series; ST-US - United States Stages, ST-EU - European Stages; CHRZN - ammonoid-based chronozones; VIS. - Viséan; BRIG - Brigantian; *Eumorph* - *Eumorphoceras*.

Paracravenoceras. Other less common forms with greater biostratigraphic sensitivity, including *Tumulites* and *Edmooroceras*, are also present in the assemblage. In summary, the following taxa are known from this interval (figure 3), which is also best developed in the San Saba area; *Edmooroceras plummeri* (Miller and Youngquist), *Tumulites varians* McCaleb, Quinn, and Furnish, *Arcanoceras burmai* (Miller and Downs), *Paracravenoceras ozarkense* (Gordon), *Paracravenoceras barnettense* (Plummer and Scott), *Fayettevillea* sp., *Stenoglyphyrites incisus* (Hyatt), and indeterminate dimorphoceratids. Of all these, *Edmooroceras plummeri* is the most time-sensitive, and it is here designated the zonal namebearer of a range zone between its first appearance and the appearance of the overlying index *Eumorphoceras* aff. *E. transuralense*. Large populations of topotype *E. plummeri* collected by R. H. Mapes show that this taxon is essentially transitional to the genus *Eumorphoceras*. Some individual *E. plummeri*, including the holotype, possess only weakly developed umbilical rims and cords which are the only features that

readily distinguish the two genera. The biozone as proposed here is a range zone encompassing the interval of the first occurrence up to the first occurrence of the overlying zonal index.

Eumorphoceras aff. *E. transuralense*-*Eumorphoceras girtyi* Biozones undifferentiated. - Several areas have yielded assemblages from a rather restricted stratigraphic interval in the upper portion of the Barnett characterized by *Cravenoceras* sp., *Eumorphoceras* aff. *E. transuralense* Ruzhencev and Bogoslovskaya, 1971, *Eumorphoceras girtyi* Elias, 1956, *Paracravenoceras* n. sp., *Proshumardites* sp., *Richardsonites* aff. *R. richardsonianus* (Girty), *Stenoglyphyrites* n. sp., and several species of early glaphyritids that represent a new genus, but are closely related to *Syngastrioceras*. The holotype for «*Cravenoceras*» scotti Miller and Youngquist falls into the latter category. This assemblage contains elements that elsewhere do not occur in direct association, especially *Paracravenoceras* n. sp. and *Eumorphoceras girtyi*. From this, it is

assumed the biostratigraphic interval is highly condensed. Available evidence also suggests at least three additional biozones might eventually be recognized within this interval, however, further stratigraphically controlled collecting is needed. The type locality for *E. girtyi*, 24 km southwest of Llano, is unusual because it contains elements (*Cravenoceras* and *Proshumardites*) found only in the lower middle Arnsbergian of the western United States (Titus, 1996). This might seem to contradict the widespread reporting of *Cravenoceras* in previous North American literature, however, these reports are based on taxa that can now nearly all be accommodated in the Glaphyritidae or the cravenoceratid genus *Emstites* Korn, 1988. Because it is a composite and the exact ranges of index taxa cannot be presently defined in the Barnett, this zone is left in informal status. It is the youngest ammonoid biozone presently recognized in the Barnett.

GLOBAL CORRELATIONS

Sulcogirtyoceras ornatissimum Biozone

North America. - The zonal namebearer or taxa associated with it occur widely in the Chainman Shale in western Utah (Miller, Youngquist, and Nielson, 1952) and east-central Nevada, as well as in the upper portion of the Batesville Sandstone of Arkansas. The unique specimen identified by Gordon (1965, plate 24, figures 37-39) as *Girtyoceras* cf. *G. ornatissimum* is here referred to *Edmooroceras* sp., and thus indicates a slightly younger biozone than that under present consideration. Assemblages reported from the Hindsville Limestone near Fayetteville, Arkansas (Drahovzal, 1972) are also probably time-correlative. The Caney Shale undoubtedly contains equivalent assemblages but needs additional study before this can be confirmed. The Floyd Shale of Georgia and the Pride Mtn. Shale of Alabama, also both possibly contain time equivalent assemblages (Miller and Furnish, 1940; Drahovzal, 1972). Undescribed material from west Texas (King, 1965), the Smith River Bridge area of western Canada (Drahovzal, 1972), and the Calico Bluff Formation of Alaska (Gordon, 1957) might be referable to this zone, but may just as likely represent the older *Sulcogirtyoceras limatum* Biozone. Again, further study is needed.

Europe. - Based upon the presence of advanced *Sulcogirtyoceras* such as *S. ornatissimum*, this assemblage correlates with the upper portion of the Brigantian Stage (P² Chronozone) of Britain, or the Unt. Goy² of Germany (figure 4). Immediate descendants of these advanced *Sulcogirtyoceras* are the earliest known *Edmooroceras* and are characteristic of the highest Brigantian *E. wedekindi* Biozone and the basal Namurian *E. pseudocoronula* Biozone (Korn and M. Horn, 1997). Analogous assemblages occur widely from Ireland to the Polish Lowlands (Yates, 1962; Bisat, 1950; Korn, 1988; Korn and M. Horn, 1997; Ruprecht, 1937; Schmidt, 1925; Zakowa, 1971). They are also common in the sub-Variscan region of Portugal and Spain (Wagner-Gentis, 1980; Korn and K. Horn, 1997).

North Africa. - The lack of diagnostic taxa in common between the two regions leaves little basis for direct correlation. However, based on data presented in Lemosquet *et al.* (1985) equivalent beds would be found in the Ain Mezerelt through El Harrada formations of the Bechar Basin area, Algeria. It must be emphasized that the North African succession, as presently understood, bears little resemblance to that of either Europe or North America. However, many of the Algerian collections were of loose material.

Western and Central Asia. - The widespread southern Ural assemblages referred to the Nm_{1a}₂ by Ruzhencev and Bogoslovskaya appear to be closest to those of the *Sulcogirtyoceras ornatissimum* Biozone (figure 4). Unfortunately, the absence of the zonal namebearer from these diverse Kazakhstan assemblages makes exact correlation somewhat uncertain. However, *Sulcogirtyoceras sagittarium* Ruzhencev and Bogoslovskaya, an important index that occurs sparingly in the Nm_{1a}₁, appears closest to *S. limatum* (Miller and Faber) and thus represents the next older biozone. Ural forms occurring in the Nm_{1a}₂ and identified by Ruzhencev and Bogoslovskaya (1971) as *Eumorphoceras* (*Sulcogirtyoceras*) *weetsense* (Moore), are, in the opinion of this author, better accommodated in *Edmooroceras wedekindi* (Brüning). If this is true, a close age similarity between the Ural Nm_{1a}₂ with the *S. ornatissimum* Biozone is indicated. Nikolaeva (1995) reported *Pachylyroceras* from the Uzbekistan area that may also represent this zo-

		SUBSYSTEM		SERIES-U.S.		SERIES-EU.		Amm. Chron.		W. Europe	Arkansas	Llano, TX	North Africa	South Urals	Ural Chronost.								
		LOWER CARBONIFEROUS		CHESTERIAN (part)		NAMURIAN (part)		Amsbergian (pt.)															
DINANT (part)	Brigantian (pt.)	P2	P2	P2	P2	P2	P2	P2	P2	P2	P2	P2	P2	P2	P2								
																<i>Ed. wedekindii</i>	<i>Edmooceras</i> sp.						
																<i>C. chalcum</i>							
																<i>L. liehenensis</i>							
																<i>L. elsenbergensis</i>							
																<i>Lu. poststriatum</i>							
		E1	E1	E1	E1	E1	E1	E1	E1	E1	E1	E1	E1	E1	E1	E1	E1						
																		<i>Ed. medusa</i>	<i>Ed. jasperense</i>				
																		<i>S. horri</i>	<i>Sundernites</i> sp.				
																		<i>T. angustus</i>	<i>Ed. tenuistriatum-</i> <i>T. varians</i>				
																		<i>T. pseudobilinguis 1</i>	<i>Ed. plummeri</i>	<i>Ed. plummeri</i>			
																		<i>T. pseudobilinguis 2</i>	<i>E. cf. transuralense</i>	<i>E. cf. transuralense</i>			
		E2	E2	E2	E2	E2	E2	E2	E2	E2	E2	E2	E2	E2	E2	E2	E2						
																		<i>E. grassingtonense</i>	<i>E. paucinodum</i>				
																		<i>E. ferrimontanum</i>					
																		<i>Cr. grassingham.</i>	<i>E. girtyi</i>	<i>E. girtyi</i>			
																		<i>E. yatesae</i>					
																		<i>Ct. edalensis</i>	<i>St. involutum</i>				
E2	E2	E2	E2	E2	E2	E2	E2	E2	E2	E2	E2	E2	E2	E2	E2								
																<i>Ct. nitidus</i>							
																<i>Delephoceras -</i> <i>Eumorphoceras</i> sp.							
																<i>D. brassoni</i>							
																<i>Cravenoceras -</i> <i>Dombartites</i>							
																<i>Ed. lineolatum</i>							
E2	E2	E2	E2	E2	E2	E2	E2	E2	E2	E2	E2	E2	E2	E2	E2								
																<i>Pl. nudus</i>							
																<i>Ed. "westense"</i>							
																<i>Girtyoceras -</i> <i>Neoglyphoceras</i>							
																<i>S. sagittarium</i>							
																<i>S. ornatisimum</i>							

Figure 4. Summary ammonoid biostratigraphic correlation chart of the Barnett Shale (Llano, TX) with other regions discussed in the text. Abbreviations are as follows: SERIES-U.S. - United States Series; SERIES-EU - European Series; Amm. Chron. - Ammonoid Chronozone; W. Europe - Western Europe; TX - Texas; Ural Chronost. - Ural Chronostratigraphy. Ammonoid generic abbreviations are as follows: *Ct.* - *Cravenoceratoides*; *E.* - *Eumorphoceras*; *Cr.* - *Cravenoceras*; *T.* - *Tumulites*; *S.* - *Sundernites*; *Ed.* - *Edmooceras*; *C.* - *Caenolyroceras*; *L.* - *Lyrogoniatites*; *Lu.* - *Lusitanoceras*; *St.* - *Stenoglyphyrites*; *S.* - *Sulcogirtyoceras*; *D.* - *Delepinoceras*; *Em.* - *Emstites*; *Pl.* - *Platygoniatites*.

ne, but again, the absence of the zonal name-bearer makes precise correlation uncertain. Direct correlation of the *S. ornatisimum* Biozone with reported assemblages is not possible, but upper Brigantian (P₂) assemblages are also probably widespread in China (Ruan, 1981).

Edmooceras plummeri Biozone

North America. - The zonal namebearer has been widely reported from North America, however, this study uses a narrower definition of the taxa and thus excludes certain forms previously referred to *E. plummeri* in the literature. Among these are specimens illustrated by Youngquist (1949a; pl. 58, fig. 1-3) from Nevada (here referred to *Eumorphoceras* aff. *transuralense* Ruzhencev and Bogoslovs-kaya), and Saunders *et al.* (1977; pl. 2, fig. 10-11, here referred to *E. tenuicostatum* n. sp.) and McCaleb *et al.*, (1964; pl. 1, fig. 3; pl. 3, fig. 8) from Arkansas. True *E. plummeri* do occur uncommonly in the upper Fayetteville Shale in its type area in northwestern Arkansas, where they are associated with abundant *Tu-*

mulites varians McCaleb, Quinn, and Furnish (Meeks *et al.*, 1997). The lower portion of the Fayetteville Shale contains a succession of girtyoceratids, but the first common *Edmooceras* (*E. tenuicostatum* n. sp.) occur in the lower portion of the *Tumulites varians* interval, just above the appearance of *Sundernites*. These forms are readily distinguished from the type *E. plummeri* by their greater number of finer ribs at diameters of less than 10 mm (compare McCaleb *et al.*, 1964, pl. 1, fig. 3; and Gordon, 1965, pl. 25, figs. 19-22 with Miller and Youngquist, 1948, pl. 100, fig. 1). *Eumorphoceras plummeri* ss. also occurs sparingly in the Chainman Shale of Utah and Nevada, but as indicated above, true representatives of the species from this region have not been previously illustrated. The zonal index almost certainly occurs in the Caney Shale of Oklahoma, and possibly the Helms Formation of Texas.

Europe. - Recent work by Korn and M. Horn (1997) has greatly refined the ammonoid biozonation of the early Pendleian (E, Chrono-

zone), which is now based entirely on girtyoceratids. Based on comparisons of the girtyoceratids in the German succession with those of the Barnett, the *E. plummeri* Biozone is equivalent to the *Tumulites pseudobilinguis* 2 Biozone of the Rhenish Massif (figure 4). This is based primarily on two lines of evidence. Firstly, the immediately underlying assemblages in Arkansas represent the *Tumulites angustus* - *T. pseudobilinguis* 1 interval based on the occurrence of the latter taxon in Arkansas (Meeks *et al.*, 1997). Secondly, a post-*E. plummeri* E₁ Biozone is present in North America (Meeks *et al.*, 1997). If this is correct, the *E. plummeri* Biozone also correlates with the basal E_{1c} of the British standard succession.

North Africa. - Bearing in mind the caveats given above about the North African succession, equivalent strata may be represented in the Ain El Mizab or Mouizeb El Atchane formations (Lemosquet *et al.*, 1985).

Asia. - Only the Nm₁C₁ *Tumulites eurinus* Ruzhencev and Bogoslovskaya assemblage reported from the southern Ural region contains diagnostic taxa that could be referred to this interval (figure 4). Based on the advanced stage of development of the *Platygoniatites* in the Urals *Tumulites* assemblage it is almost certainly E_{1c} (Titus, 1993). Furthermore, *Tumulites eurinus* compares very closely with *T. varians* occurring in the upper Fayetteville Shale, indicating it should be restricted to the lower portion of the E_{1c} Chronozone (i.e. *Tumulites pseudobilinguis* 2 interval). Further study of the Ural assemblages is required to confirm this. Lack of diagnostic taxa from other assemblages reported elsewhere in Asia preclude precise correlation. The report of *E. plummeri* made by Ruan (1981; pl. 5, fig. 18) cannot be confirmed based on examination of the figures. Specimens identified by Ruan and Zhou (1987; pl. 5, figs. 5, 9) as *Edmooroceras plummeri* have intra-sulcate ventral areas that are too wide to allow them accommodation in that taxon, and are here referred to the middle E₂ index *Eumorphoceras chungweiense* (Liang) and *E. aff. varicatum* Schmidt.

***Eumorphoceras aff. transuralense* - *E. girtyi* Biozone**

North America. - Assemblages of this interval are widespread in Antler Foreland

Basin deposits of Nevada, Utah, and California such as the Chainman Shale and Scotty Wash Formations, and historically, much of the figured material from these areas was obtained from it (e.g. Miller and Furnish, 1940; Youngquist, 1949a; 1949b). The western United States assemblages can be divided into three distinct biostratigraphic zones, and contain a medial *Eumorphoceras paucinodum* Biozone that is as yet unrecognized in Texas. In Arkansas the interval largely correlates with the Pitkin Limestone in its entirety (Meeks *et al.*, 1997). *Eumorphoceras aff. transuralense* occurs in the basal portion of the Pitkin at Marshall, while the upper portion contains *Eumorphoceras girtyi* at the famous Leslie locality (reported as *E. bisulcatum* by McCaleb *et al.*, 1964). Whether the Barnett assemblage containing *Proshumardites* constitutes a distinct, younger horizon correlable with similar middle Arnsbergian assemblages in California is presently unclear.

Europe. - Although no taxa occur in common between the two areas, by superposition with the underlying *Edmooroceras plummeri* Biozone this interval must correspond at least in part to the *Tumulites pseudobilinguis* 3-*Eumorphoceras yatesae* interval (high E_{1c}-high E_{2a}) of Europe (figure 4). The upper limit is characterized by *Eumorphoceras (E. girtyi)* that do not range any higher than lower middle Arnsbergian in the western United States (Titus, 1996), although this is difficult to constrain regarding the Barnett assemblages.

North Africa. - Although little basis exists for comparison, based upon Lemosquet *et al.* (1985) equivalent horizons may occur in the Hid El Kef Formation through the lower portion of the Djenien Formation.

Asia. - Exact correlation with most Asian successions is complicated by lack of diagnostic taxa in common between the two regions. Two important exceptions occur. The assemblages containing *Platygoniatites* and *E. transuralense* reported by Ruzhencev and Bogoslovskaya (1971) almost certainly correspond to the lower portion of this interval. Others reported from Uzbekistan by Pitinova (1974) are also probably correlable (Titus, 1996). Assemblages reported from Gansu by Ruan (1981) that contain *Delepinoceras eothalassoides* Wagner-Gentis and *Eumorphoceras rotuliforme*

Girtyoceras sp. Miller, Youngquist, and Nielsen, 1952, p. 158, pl. 26, figs. 11-13.

Eumorphoceras ornatissimum (Miller and Youngquist, 1948). Ruzhencev and Bogoslovskaya, 1971, p. 181.

Edmooroceras ornatissimum (Miller and Youngquist, 1948). Korn, 1988, p. 66.

Holotype. - USNM 112997.

Diagnosis. - Species with compressed conch outlines and closely-spaced, fairly deep constrictions at diameters of 5-15 mm.

Description (based on the holotype). - At D = 10-14 mm, conch is subdiscoconic, very involute, with average to moderately wide umbilical widths. At this stage, intra-sulcate ventral region is narrow and arched. Umbilical shoulder subangular and lacking raised rim. Large conchs have not been observed by the author but are almost certainly acutely keeled oxycones.

Ornament consists of constrictions and fine thread-like ribs. Four to five prominent constrictions extending from umbilical rim to the venter occur per whorl. Constrictions essentially radial on lower flanks near umbilicus, but curve rapidly prosiradiate as they approach lateral sulci. Once sulci are crossed, the constriction doubles back retrosiradiate towards the apex of the venter. Between each pair of through-going constrictions are additional, irregularly-spaced constrictions that are parallel to main constrictions, but terminate into lateral sulci, giving the flanks a fluted, pseudoribbed look. Ribs consist of fine, thread like structures that pass from umbilical shoulder to sulci, parallel to constrictions. Suture not drawn, but typical girtyoceratid.

Comparisons. - *Sulcogirtyoceras ornatissimum* is closest overall to *S. limatum* (Miller and Faber, 1892), *S. burhennei* (Brüning, 1923), *S. weetsense* (Moore, 1946), and *S. sagittarium* Ruzhencev and Bogoslovskaya, 1971. All of the latter appear to possess less numerous constrictions. Certain early species of *Edmooroceras* (e.g. *E. pseudocoronula*) (Bisat, 1924) are also similar, especially regarding the number of constrictions, but can be differentiated by their prominent, high-relief umbilical rims.

Comments. - This species has been previously referred to *Girtyoceras*, *Eumorphoceras*, and most recently, *Edmooroceras* (Korn, 1988). The type lacks a prominent umbilical

spiral cord and cannot be referred to the last genus. Referral to *Eumorphoceras* (Ruzhencev and Bogoslovskaya, 1971) was apparently based on misinterpretation of the type's «pseudoribbed» appearance in Miller and Youngquist (1948) created by numerous constrictions and is also not tenable. The appearance of the ribs in original illustration of the holotype appears to have been retouched to make them appear more regular in shape. Referral to *Sulcogirtyoceras* and not *Girtyoceras* is mandated by the presence of two distinct lateral sulci.

A specimen referred to *Girtyoceras* cf. *G. ornatissimum* by Gordon (1965, pl. 24, figs. 37-39) that was collected from the very lower portion of the Fayetteville Shale possesses subdued, regular constrictions and an angular umbilical shoulder ornamented by a distinct longitudinal cord. These features preclude assignment to *Sulcogirtyoceras ornatissimum* and this unique individual should instead be referred to *Edmooroceras*. Its small size limits more precise taxonomic placement.

Distribution. - Upper Brigantian strata (high P₂), Texas, Utah, and Nevada.

Material. - Only the holotype (USNM 112997) is described in this study. It was compared with unfigured, undescribed material recovered from the Chainman Shale of Utah.

Genus *EDMOOROCERAS* Elias, 1956

Type species. - *Eumorphoceras plummeri* Miller and Youngquist, 1948

Diagnosis. - Compressed, bi-sulcate girtyoceratids bearing raised umbilical rims ornamented with a single prominent spiral cord. Comparisons. - While other features such as a flattened ventral region in juvenile shells has been given significance in the definition of this genus (originally erected as a subgenus of *Eumorphoceras*), the angular umbilical rim with a strong cord seem to best characterize the genus. All other girtyoceratids can be differentiated from *Edmooroceras* on that basis.

Comments. - The raised umbilical rim and cord, which first develop at diameters of 7-10 mm and are here attributed with great taxonomic significance, appear to be most highly developed in earlier Pendleian (E_{1a} and E_{1b} chronozones) species. Older and younger species show some variability, with the rim not always distinct in all individuals.

EDMOOROCERAS PLUMMERI Miller and Youngquist, 1948

Eumorphoceras plummeri Miller and Youngquist, 1948 (part), p. 665, pl. 100, figs. 1-3, text fig. 2A; Ruzhencev and Bogoslovskaya, 1971, p. 181.

Eumorphoceras (Edmooroceras) plummeri (Miller and Youngquist, 1948). Elias, 1956, pl. VI, fig. 8; Gordon, 1965 (part), pl. 25, figs. 31, 36, ?figs. 14-15, 25, text fig. 65B, 66B.

Eumorphoceras (Edmooroceras) goddardensis Elias, 1952, p. 193, text fig. 1 (1-8); Gordon, 1965, pl. 25, figs. 24, 26-27.

Edmooroceras goddardense Elias, 1952. Korn, 1988, p. 66.

Edmooroceras plummeri (Miller and Youngquist, 1948). Korn, 1988, p. 66.

Girtyoceras meslerianum (Girty, 1909). Miller and Youngquist, 1948 (part), p. 667, pl. 94, figs. 10-11.

Holotype. - USNM 112992.

Diagnosis. - Species with compressed conchs and prominent ribs (around 20-24 per whorl) up to diameters of approximately 10 mm. Larger conchs (10-20 mm diameter) distinguished by their compressed outline, gently sculpted flank ornament, lack of prominent constrictions on lower flanks, and feeble umbilical rim. Specimens larger than 30 mm cannot currently be differentiated from similar species.

Description (based on the holotype). - USNM 112992 is an internal mold composed of light-brown calcite. Two thirds living chamber, which is filled with pelletal phosphorite and micrite, and one third phragmacone are exposed. At 13.5 mm diameter the conch is subdiscoconic ($W/D = 0.36$), very involute, and has a moderately narrow umbilicus ($U/D = 0.21$). Ornament consists almost entirely of prominent ribs and two deep lateral sulci.

Ribs are evenly spaced and number 21 per whorl. Ribs initially retrosiradiate from umbilical shoulder and terminate into groove. Rib inflexion subrounded. Ventral region is narrow and flattened. Umbilical rim angular and possesses a very weak spiral cord.

No constrictions present on holotype. Suture is illustrated by Miller and Youngquist, 1948 (text fig. 2A).

Comparisons. - This species can be differentiated from most others of the genus by its general lack of constrictions and regular,

prominent ribs that number about 21-24 per whorl. Only *Edmooroceras tenuicostatum* n. sp. is close to *E. plummeri*. The latter possesses less numerous, more prominent ribs and a slightly less prominent umbilical cord than the former. *Eumorphoceras transuralense* Ruzhencev and Bogoslovskaya, 1971 is also similar, especially in rib counts and compression of the conch, but completely lacks the umbilical rim. All other forms of the genus have less prominent ribs.

Comments. - This species is the most advanced form of the genus. It appears to be the immediate ancestor of primitive *Eumorphoceras* with compressed whorls such as *E. transuralense* Ruzhencev and Bogoslovskaya, 1971 and *E. paucinodum* Gordon, 1964, which occur in the upper E_1 and lower E_2 , respectively.

Distribution. - Lower upper Pendleian (lower E_1c) strata, Barnett Shale, Texas. Also present in the upper portion of the Fayetteville Shale, northwestern Arkansas, and the lower portion of the Goddard Shale, Oklahoma. Undescribed material is known from equivalent horizons in the Chainman Shale of Nevada and Utah.

Material. - Only the holotype was described. It was compared with undescribed material in the R. H. Mapes collection from near the type locality, San Saba, Texas.

EDMOOROCERAS TENUICOSTATUM n. sp.

Eumorphoceras plummeri Miller and Youngquist, 1948. McCaleb et al., 1964, pl. 1, fig. 3, pl. 3, fig. 8, text fig. 5. Saunders et al., 1977, pl. 2, figs. 10-11.

Eumorphoceras (Edmooroceras) plummeri Miller and Youngquist, 1948. Gordon, 1965 (part), pl. 25, figs. 19-22 (only).

?*Eumorphoceras pseudobilingue* C Bisat, 1928. Yates, 1962, p. 380, pl. 52, figs. 1-2.

Holotype. - The holotype is here designated as the specimen illustrated by Saunders et al., 1977 (pl. 2, figs. 10-11, specimen # UA 77-205-5).

Diagnosis. - Species of genus bearing 24-28 fine, but regularly spaced, distinct ribs at diameters of 5-7 mm.

Description (fig.6). - The holotype is a partly testiferous phragmacone. Shell is replaced with brown calcite, while the internal mold is marcasite-pyrite.

Comparisons. - The new species is readily distinguished from all other members of the genus but *E. plummeri* by its more prominent,



Figure 6. Holotype (UA 77-205-5) of *Edmooroceras tenuicostatum* n. sp. 1 - lateral view, 2 - apertural view. Both views x 3. Specimen coated with ammonium chloride prior to photographing.

regularly-developed ribs and/or lack of lower flank constrictions. The ribs of *E. plummeri* are generally less numerous and thicker at diameters of less than 10 mm and *E. tenuicostatum* generally has a better developed umbilical cord at similar diameters.

Comments. - *E. tenuicostatum* occupies a position transitional between essentially non-to-partially ribbed, heavily constricted, early Pendleian *Edmooroceras* (e.g. *E. pseudo-coronula* Bisat and *E. medusa* Yates) and the latter strongly ribbed genotype. It is common in the middle portion of the Fayetteville Shale (below the Weddington Sandstone Member), which by the occurrence of *Tumulites pseudobilingue* ss. (Meeks *et al.*, 1997) is well constrained as middle Pendleian (E₁b).

Specimens from Ireland identified as *Tumulites pseudobilinguis* «C» by Yates (1962) possess certain features that strongly suggest the new species. The Irish specimens appear to have smooth flattened flanks, and possess

deep lateral sulci, features that would seem to preclude them from *Tumulites*. In addition, a faint suggestion of an umbilical rim is given by Yates' figured specimens (pl. 52, figs. 1-2) and the ribs are much less sinuous and more strongly developed. If this is true, then the specimens should be referred to *Edmooroceras* rather than *Tumulites*. In addition, Yates «*Tumulites*» *pseudobilinguis* C occurs less than a meter above undoubted *Tumulites pseudobilinguis*, indicating they are probably also E₁b. The strength of the Irish material's ribs are compatible with assignment to *E. tenuicostatum*, which occupies a similar stratigraphic horizon. However, confirmation awaits further study.

Distribution. - Middle Pendleian (E₁b) Arkansas, Oklahoma, Utah, and ?Ireland.

Material. - Only the holotype (UA 77-205-5), which was collected from the lower portion of the Fayetteville Shale (marcasite beds) at Town Branch, Washington County, Arkansas, was described. Additional undescribed material in the R. H. Mapes collection from the Fayetteville Shale in the type region was compared with the holotype.

ACKNOWLEDGMENTS

R.H. Mapes provided crucial new material collected from the type region of the Barnett. W.L. Manger provided important literature and discussions that helped shape the opinions presented in this paper, although the author takes sole responsibility for its contents. Material at the USNM and the University of Iowa collections was made available by J. Thompson and J.H. Golden, respectively. W.B. Saunders took the photograph of the holotype of *E. tenuicostatum*.

REFERENCES

- Bisat, W. S. 1924. The Carboniferous goniatites of the north of England and their zones: Yorkshire Geological Society, Proceedings, v.20, pt.1, p.40-114.
- Bisat, W. S. 1950. The junction faunas of the Viséan and Namurian. Transactions of the Leeds Geological Association, 6(3):10-26.
- Brüning, K. 1923. Beiträge zur Kenntnis des Rheinisch-westfälischen Unterkarbons. Geol. Archiv, 1:263-266, Königsberg.
- Campbell, K. S. W. 1962. Marine fossils from the Carboniferous glacial rocks of New South Wales. Journal of Paleontology, 36: 38-52.
- Cloud, P. E. and Barnes, V. E. 1948. The Ellenburger group of central Texas. Texas University, Bureau of Economic Geology, Publication 4621, 473 p.
- Drahovzal, J. A. 1972. The Lower Carboniferous ammonoid genus *Goniatites*. Proceedings of the International Paleontological Union, XIII International Geological Congress, Prague, Czechoslovakia, Section 2 - Evolution, p.15-52.
- Elias, M. K. 1952. New data on Dinantian-Namurian equivalents in America. Congrès Stratigraphie et Géologie du Carbonifère, 3e, Heerlen 1951, Comptes Rendus, tome 1, p.189-201.
- Elias, M. K. 1956. Upper Mississippian and Lower Pennsylvanian formations of south-central Oklahoma. In, Petroleum geology of southern Oklahoma, v.1, sponsored by Ardmore Geological Society, Tulsa, American Association of Petroleum Geologists, p. 56-134, 6 pls.
- Gordon, M., Jr. 1957. Mississippian cephalopods of northern and eastern Alaska. United States Geological Survey Professional Paper 283, 61 p.

- Gordon, M., Jr. 1964. California Carboniferous cephalopods: United States Geological Survey Professional Paper 483-A, 27 p.
- Gordon, M., Jr. 1965. Carboniferous cephalopods of Arkansas: United States Geological Survey Professional Paper 460, 320 p.
- Gries, R. R. 1970. Carboniferous biostratigraphy, western San Saba County, Texas. M. S. Thesis, Texas University, 228 p.
- Hewitt, R. A., Kullmann, J., House, M. R., Glenister, B. F., and Wang Yi-Gang. 1993. Mollusca: Cephalopoda (pre-Jurassic Ammonoidea). In Benton, M. J. (ed.), *The Fossil Record 2*. Chapman and Hall, London, p. 189-211.
- Hyatt, A. 1884. Genera of fossil cephalopods. Boston Society of Natural History Proceedings, 22:253-338.
- Hyatt, A. 1893. Carboniferous cephalopods. Texas Geological Survey, 4th Annual Report, p.377-474.
- King, P. B. 1965. Geology of the Sierra Diablo region, Texas. United States Geological Survey Professional Paper 480, 185 p.
- Korn, D. 1988. Die Goniatiten des Kulmplattenkalkes (Cephalopoda, Ammonoidea; Unterkarbon; Rheinisches Schiefergebirge). *Geologie und Paläontologie in Westfalen*, Heft 11, 291 p.
- Korn, D., and Horn, K. 1997. The Late Viséan (Early Carboniferous) goniatite stratigraphy in the South Portuguese Zone, a comparison with the Rhenish Massif. *Newsletters in Stratigraphy*, 35 (2): 97-113.
- Korn, D., and Horn, M. 1997. Subdivision of the basal Early Namurian (Early Carboniferous in the Rhenish Massif (Germany). *Newsletters in Stratigraphy*, 35 (2): 115-126.
- Krajewski, K. P. 1984. Early diagenetic phosphate cements in the Albian condensed glauconitic limestone of the Tatra Mountains, western Carpathians. *Sedimentology*, 31:443-470
- Kullmann, J. 1981. Carboniferous goniatites, p.37-48. In M. R. House and J. R. Senior, (eds.), *The Ammonoidea: The Evolution, Classification, Mode of Life and Geological Usefulness of a Major Fossil Group*. The Systematics Association Special Volume 18.
- Lemosquet, Y., Conrad, J., and Manger, W. L. 1985. Ammonoids. In, Diaz, M., Wagner, R. H., Winkler Prins, C. F., and Granados, L. F. (eds.), *The Carboniferous of the world-v. II Australia, Indian Subcontinent, South Africa, South America, & North Africa*. International Union of Geological Sciences Publication 20, p. 367-372.
- Liner, R. T., Manger, W. L., Zachry, D. L. 1979. Conodont evidence for the Mississippian-Pennsylvanian Boundary northeastern Llano region, central Texas. *The Texas Journal of Science*, 31: 309-317.
- Manger, W. L., and Sutherland, P. K. 1992. Analysis of sections presumed complete across the Mississippian-Pennsylvanian boundary, southern Midcontinent, p. 69-79. In P. K. Sutherland and W. L. Manger (eds.), *Recent Advances in Middle Carboniferous Biostratigraphy-A Symposium*. Oklahoma Geological Survey Circular 94.
- McCaleb, J. A., Quinn, J. H., and Furnish, W. M. 1964. The ammonoid family Girtyoceratidae in the southern Midcontinent. Oklahoma Geological Survey Circular 67, 41 p.
- Meeks, L. K., Manger, W. L., and Titus, A. L. 1997. Taphonomy and biostratigraphy of ammonoid cephalopods, Fayetteville Shale (middle Chesterian, Mississippian), northern Arkansas, United States. *Compte Rendu, 13th International Congress on the Carboniferous and Permian*, August, 1995, Krakow, Poland, p. 311-317.
- Miller, A. K., and Downs, H. R. 1950. Additional ammonoids from the Mississippian Barnett Formation of Texas. *Journal of Paleontology*, 24:575-576.
- Miller, A. K., Downs, H. R., and Youngquist, W. 1949. Some Mississippian cephalopods from central and western United States. *Journal of Paleontology*, 23:600-612.
- Miller, A. K., and Furnish, W. M. 1940. Studies of Carboniferous ammonoids: Parts 1-4. *Journal of Paleontology*, 14:356-377.
- Miller, A. K., and Youngquist, W. 1948. The cephalopod fauna of the Mississippian Barnett Formation of central Texas. *Journal of Paleontology*, 22:649-671.
- Miller, A. K., Youngquist, W. and Nielsen, M. L. 1952. Mississippian cephalopods from western Utah. *Journal of Paleontology*, 26:148-161.
- Moore, E. W. J. 1946. The Carboniferous goniatite genera *Girtyoceras* and *Eumorphoceras*. *Yorkshire Geological Society, Proceedings*, 25:387-445.
- Nikolaeva, S. V. 1995. Ammonoids from the late Lower and early Upper Carboniferous of Central Asia. *Courier Forschungsinstitut Senckenberg*, 179, 107 p.
- Nikolaeva, S. V. 1997. Ammonoids from the Lower Carboniferous of the Southwest Darvaz (Central Asia) and their bearing on the interregional correlations. *Neues Jahrbuch Geologie und Paläontologie (Stuttgart)*, 203:221-237.
- Pitinova, S. A. 1974. Stratigrafia i ammonoidi Namiura centralnikh Kizilkumov i yuzhnoi Fergani (Namurian stratigraphy and ammonoids of central Kizilkumi and southern Fergana). *Izdatelstvo «FAN» Uzbekskoi SSR, Tashkent*, 68 p. (In Russian)
- Plummer, F. B., and Moore, R. C. 1922. Stratigraphy of the Pennsylvanian formations of north-central Texas. *University of Texas Bulletin* 2132, 236 p.
- Plummer, F. B., and Scott, G. 1937. Upper Paleozoic ammonites in Texas. *Texas University Bulletin* 3701 (*The Geology of Texas*, v. 3), pt. 1, 516 p.
- Ramsbottom, W. H. C. 1981. Eustatic control in Carboniferous ammonoid biostratigraphy. In House, M. R., and Senior, J. R. (eds.), *The Ammonoidea: the evolution, classification, mode of life and geological usefulness of a major fossil group*. The Systematics Association Special Volume 18:369-387.
- Roundy, P. V., Girty, G. H., and Goldman, M. I. 1926. Mississippian formations of San Saba County, Texas. United States Geological Survey Professional Paper 146, 63 p.

- Ruan, Y. 1981. Carboniferous ammonoid faunas from Qixu in Nandan of Guangxi. Nanjing Institute of Geology and Paleontology, Academia Sinica Memoir no. 15, p. 153-227.
- Ruan, Y., and Zhou, Z. 1987. Carboniferous cephalopods in Ningxia Hui autonomous region. Nanjing University Press, 177 p.
- Ruprecht, L. 1937. Biostratigraphie des obersten Kulm im Sauerland. Jahrbuch der Preußischen Geologischen Landesanstalt zu Berlin, 57:238-283.
- Ruzhencev, V. E. 1960. Printsipy sistematiki, sistema i filogeniya paleozoyskikh ammonoidoi. Trudy Paleontologicheskogo Instituta, Akademia Nauk SSSR, 83, 331 p.
- Ruzhencev, V. E., and Bogoslovskaya, M. F. 1971. Namyrskii etap v evoliutsii ammonoidoi. Rannenamyurskie ammonoidoi (Namurian time in ammonoid evolution. Early Namurian ammonoids). Trudy Paleontologicheskogo Instituta, Akademia Nauk SSSR, 133:1- 382 p.
- Saunders, W. B. 1973. Upper Mississippian ammonoids from Arkansas and Oklahoma. Geological Society of America Special Paper 145, 110 p.
- Saunders, W.B., Manger, W.L., and Gordon, M.Jr. 1977. Upper Mississippian and Lower and Middle Pennsylvanian ammonoid biostratigraphy of northern Arkansas. In Sutherland, P.K. and Manger, W.L. (eds.), Mississippian-Pennsylvanian boundary in northeastern Oklahoma and northwestern Arkansas, Oklahoma Geological Survey Guidebook 18, p. 117-137.
- Saunders, W. B., Ramsbottom, W. H. C., and Manger, W. L. 1979. Mesothemic cyclicity in the mid-Carboniferous of the Ozark shelf region? *Geology*, 7:293-296.
- Schmidt, H. 1925. Die carbonischen Goniatiten Deutschlands. Jahrbuch der Preußischen Geologischen Landesanstalt zu Berlin, 45:489-609.
- Schwarz, M. E. 1975. Cephalopods of the Barnett Formation, Central Texas. M.S. Thesis, University of Texas-Austin, 74 p.
- Smith, J. P. 1903. The Carboniferous ammonoids of America. United States Geological Survey Monograph 42, 211 p.
- Speyer, S. E., and Brett, C. E. 1988. Taphofacies models for epeiric sea environments: Middle Paleozoic examples. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 63:225-262.
- Titus, A. L. 1993. Biostratigraphic implications of the first North American occurrence of the Upper Mississippian ammonoid *Platygoniatites*. *Journal of Paleontology*, 67:310-313.
- Titus, A. L. 1996. Late Mississippian (Arnsbergian Stage-E₂) paleogeography and ammonoid paleontology of the Antler Foreland Basin, California, Nevada, and Utah. Ph.D Dissertation, Washington State University, 290 p.
- Udden, J. A., Baker, C. L., Bise, E. 1916. Review of the geology of Texas. Texas University Publication 44, 164 p.
- Wagner-Gentis, C. H. T. 1980. Goniatites from the Viséan-Namurian junction beds in Palencia, NW Spain. *Scripta Geologica*, 55:1-43.
- Wedekind, R. 1918. Die Genera Palaeoammonoida (Goniatiten). (Mit Ausschluss der Mimoceratidae, Glyphioceratidae, und Prolecanitidae). *Palaeontographica*, 62:85-184.
- Yates, P. J. 1962. The palaeontology of the Namurian rocks of Slieve Anierin, County Leitrim, Eire. *Palaeontology*, 5:355-443.
- Youngquist, W. 1949a. The cephalopod fauna of the White Pine Shale of Nevada. *Journal of Paleontology*, 23:276-305.
- Youngquist, W. 1949b. The cephalopod fauna of the White Pine shale of Nevada: Supplement. *Journal of Paleontology*, 23:613-616.
- Zakowa, H. 1971. Podziom *Goniatites granosus* w synklinie Galezickiej (Gory Swietokrzyskie). *Prace Instytut Geologiczny (Warszawa)*, 60:1-137.
- Zittel, K. A. 1884. Handbuch der Paläontologie. Abl. 1, Band 2, 893 p.

AMMONOID TURNOVER AT THE MID-CARBONIFEROUS BOUNDARY AND THE BIOSTRATIGRAPHY OF THE EARLY UPPER CARBONIFEROUS

Jürgen Kullmann¹ and Svetlana V. Nikolaeva²

¹Institut für Geologie und Paläontologie, Sigwartstraße 10, Tübingen, D-72076, Germany

²Paleontological Institute of the Russian Academy of Sciences, Profsoyuznaya 123, Moscow, 117868, Russia

Смена аммоноидей на среднекаменноугольной границе
и биостратиграфия низов среднего карбона
Ю.Кульман, С.В.Николаева

Многие аммоноидеи арнсбергского века (ранний карбон) обладали involute раковинной. Число родов и видов аммоноидей постепенно уменьшалось, пока на рубеже раннего и среднего карбона большинство их групп, за исключением глафиритид и некоторых других немногочисленных семейств, вымерло. На этом же рубеже возникли вскоре ставшие широко распространенными гомоцератиды, обладающие более эволютивной раковинной. Увеличение разнообразия было постепенным и завершилось возникновением в киндерскоутском веке сложно скульптурированных ретикулоцератид. На рассматриваемой границе таксономическое разнообразие, постепенно сокращаясь, достигло минимума, однако быстро восстановилось за счет появления новых таксонов. Обсуждены возможные причины кризиса. Рассмотрено стратиграфическое и географическое распространение гомоцератид, обсуждены границы и коррелятивные уровни зоны *Homoceras* - базальной зоны среднего карбона.

Abstract. During the Arnsbergian, before the Mid-Carboniferous boundary (MCB), the majority of ammonoids displayed an advanced involute conch form. The number of genera and species decreased stepwise toward the MCB. After the MCB the dominating ammonoid groups, except for the Glaphyritidae, became extinct, and the Homoceratidae with a more evolute conch appeared and became widespread. The increase was stepwise and ended in the following Kinderscoutian Stage giving rise to the complicatedly ornamented reticuloceratids. The fluctuation of ammonoid faunas in the critical interval around the MCB showed a relatively slow stepwise decline in diversity, a short low point with the origination of new groups, and a rather rapid evolutionary diversification. Possible causes of this pattern are discussed. The stratigraphical range and the boundaries of the late Lower Namurian (late Namurian A) after the MCB are reviewed, and the ammonoid occurrences indicating this interval are documented.

1 Analysis of ammonoid turnover at the MCB

1.1 Introduction: Qualitative and quantitative analysis

In one of the most significant contributions to the systematics and phylogeny of Palaeozoic ammonoids Vasily Ermolaevich Ruzhencev dedicated an extensive chapter to the periods of widespread flourishing and crises

in the history of ammonoids. In this very important study Ruzhencev (1960, p.299-302) used the number of ammonoid genera as a measurement for the evaluation of the fluctuations of ammonoid diversity. Ruzhencev recognized a maximum number of ammonoid genera in the late Lower Carboniferous followed by a minimum at about the middle of the Carboniferous. Later in the 1970s, Ruzhencev and Bogoslovskaya as well as others contributed con-

siderably to our knowledge of the ammonoid faunas of this period. A more refined biostratigraphic scale of today allows an enhanced reevaluation of the development of diversity changes during the Carboniferous.

Beginning with the 8th International Congress on Stratigraphy and Geology of the Carboniferous, held in Moscow in 1975, the Mid-Carboniferous boundary (MCB) has drawn great attention. It apparently represents the main discontinuity in the course of the history of the Carboniferous period, allowing a twofold subdivision of the Carboniferous. Saunders and Ramsbottom (1986) described the phenomenon called the «Mid-Carboniferous eustatic event» which seemed to represent an extended world-wide hiatus between the Mississippian and Pennsylvanian in North America as well as in equivalent sections in Europe and Asia. They estimated the duration of this event to be nearly 4.5 million years.

In recent years this boundary was defined by the first appearance of the conodont *Delicognathodus noduliferus*. A reference section (GSSP) has been designated (final decision of the IUGS Working Group: 1995) in Nevada (Arrow Canyon), in which goniatites are not found. Although based solely on conodont biostratigra-

phy the MCB seems to be stratigraphically close to the beginning of the well-known *Homoceras* Stage, the beginning of the Chokierian epoch in the Western European sections, and to the beginning of the Bashkirian in Eastern Europe and Central Asia. Ammonoids have been found in a neighboring locality in Nevada, and Titus *et al.* (1997) described an eumorphoceratid-homocerotid succession from a correlative section west of the Arrow Canyon.

A new calculation on diversity development during the critical interval from the beginning of the Namurian in Western Europe (or Serpukhovian in Eastern Europe) until the end of the Namurian (or late Bashkirian, respectively) has now been made possible by using data from the database GONIAT (Kullmann *et al.*, 1998). GONIAT is especially designed as a tool for investigations in the systematics of Palaeozoic ammonoids, their paleogeographic distribution and their biostratigraphic range. It is a relational database consisting of nine different and independent databases, three of which - the databases BOUND for the biostratigraphical data, TAX for classification, and LOC for paleogeographic distribution - are relevant for the evaluation of the course of ammonoid evolution.

309	Yeadonian--Langsettian (base of Bloydian, Westphalian)
310	Marsdenian--Yeadonian
311	Kinderscoutian--Marsdenian
312	Alportian--Kinderscoutian, base of <i>Reticuloceras</i>
312,5	Chokierian--Alportian
313	MCB, Mississippian--Pennsylvanian, base of <i>Homoceras</i>
313,5	E2b--E2c (England), base of <i>Nuculoceras</i>
314,5	E2b1--E2b2 (England), Nm1c1--Nm1c2 (Russia)
316,5	Pendleian--Arnsbergian
317,5	Nm1b1--Nm1b2 (Russia), base of <i>Dombarites tectus</i>
319	Viséan--Namurian, base of Pendleian, Serpukhovian, <i>Eumorphoceras</i>

Table 1. Time planes used in this paper representing boundaries on the basis of biochrones as used in the database BOUND in GONIAT (left of hyphen: older interval, right: younger interval).

Global comparisons of coeval faunas require a relatively solid data base of age determinations. The biostratigraphic information stored in the BOUND database consists of the entry of time-stratigraphic limits for the biostratigraphical range and an approximate radiometric age assignment. Because of the scarcity of radiometric ages in the Palaeozoic, the subdivisions are arbitrary estimations based on the absolute dates presently used. The indicated dates represent merely time planes. The absolute dates used in this paper are derived from the many published time scales (Harland *et al.*, 1990, Jones, 1995, Menning *et al.*, 1996, Riley *et al.*, 1994, Sandberg and Ziegler, 1996). New data on Devonian and Lower Carboniferous ages from Tucker *et al.* (1998) are given in parentheses (Table 1).

According to the actual estimates the critical interval under consideration comprises about 10 million years. Below the MCB 16 time planes can be discerned, above the MCB, 26 but most are only of regional significance. No more than eleven time planes (including the beginning and the end) can be traced on a global scale.

These ten time increments of 0.5 to 2 million years duration have been used in the present study.

For each increment the number of species appearing for the first time, those about become extinct, and the number of existing species were counted. Some special significance seems to be denoted by the highly variable number of extant species. The resolution herein achieved on a global scale does not seem to be high enough to exclude an artificial range truncation of the Signor-Lipps effect (Zinsmeister, 1998). In many cases the total range of a taxon cannot be calculated with certainty because of the vagaries of collection and preservation. Several taxa, especially of genus and species rank, are based solely on one or a few specimens collected in one bed, and the indicated duration is assumed to equal the time of the biostratigraphic unit in which the fossils have been found; the age indications in GONIAT specify the maximum duration of the taxa.

A great number of additional restrictions and limitations have to be taken into account. The biostratigraphical records allow usually

No	increment	FA	LA	FRE	EXT
10	310-309	13	94	105	10
9	311-310	93	86	178	91
8	312-311	138	88	174	84
7	312,5-312	88 /m.yrs	56 /m.yrs	124 /m.yrs	34
6	313-312,5	64 /m.yrs	36 /m.yrs	72 /m.yrs	18
5	313,5-313	26 /m.yrs	166 /m.yrs	174 /m.yrs	4
4	314,5-313,5	34	60	134	75
3	316,5-314,5	39,5 /m.yrs	15,5 /m.yrs	65,5 /m.yrs	101
2	317,5-316,5	41	147	200	
1	319-317,5	71,3 /m.yrs	42 /m.yrs	149 /m.yrs	

Table 2. Values of the time increments (in Ma) used in Fig. 3. FA = First appearances of new species, LA = Last occurrences of existing species, FRE = Frequency of existing species during the interval, EXT = extant species of the preceding interval. - Values of intervals longer or shorter than 1 million years are converted into 1 m.y.

only vague estimations of the durations and provide at best a very rough approximation of the time spans involved. Despite many attempts (e.g. Bayer and McGhee, 1986, Sandberg and Ziegler, 1996), at present a refined calibration of the stratigraphic units does not seem possible. The second main problem became obvious during the work at the database GONIAT which revealed the inconsistencies and the incompleteness of the ammonoid fossil record. The biostratigraphic ranges of the species are in many cases not well recognized or imprecisely described. Therefore the total range of the species tends generally to be overestimated. Future research will certainly result in restricting the range of species to shorter intervals (Table 2).

The major point concerns the quality of the fossil record (Benton and Storrs, 1996). Different approaches to taxonomy appear to be a major source for contrasting treatment of the fossil record. In some cases an uncritical excessive splitting of taxa may have resulted in blurring the actual species richness. This is especially true for the counts of species: A number of species are apparently synonyms due to excessive splitting, and many are based on a single or very few specimens not allowing the observation of species variability. Larger sample sizes would certainly permit a more comprehensive evaluation of the morphologic variation as was pointed out recently by Westrop and Adrain (1998); this would reduce the number of recognized independent species. In the present study, the taxonomically standardized set of family and genus records in GONIAT (which is practically identical with that of the new edition of the *Treatise on invertebrate paleontology*, part L, Ammonoidea) minimizes at least the bias of different approaches to taxonomy in these categories. Within the species category, doubtful species and forms described in open nomenclature are omitted.

Because of these shortcomings the use of raw data in this study seems to be indispensable. The documentation of the quantitative (numeric) changes (chapter 1.3), however, was the starting point for the investigation of the qualitative (morphologic) changeover of the ammonoids (chapter 1.4).

1.2 Calculating the ammonoid diversity

From the Devonian, Carboniferous and Permian periods almost 4000 species are de-

scribed belonging to 662 genera and 114 families in five orders, the Anarcestida, Clymeniida, Goniatitida, Prolecanitida and Ceratitida. They are found in at least 6700 localities listed in the database. Ammonoids appeared for the first time in the late Lower Devonian. The living time of ammonoids in the entire Devonian is thought to span 34 million years (m.y.) (Tucker *et al.*, 1998: 46 m.y.). In this period almost 1100 species, 207 genera and 45 families from more than 2100 localities are recorded. The average frequency per m.y. was 32 (24) species, 6 (5) genera and 1.3 (1.0) families.

After a drastic decline at the end of the Devonian period only a few species (and genera) belonging to the order Goniatitida survived the most important crisis in the history of Palaeozoic ammonoids. This order recovered, however, with a high diversity already by the beginning of the Carboniferous and gave rise to the order Prolecanitida, which persisted to the early Triassic. The Carboniferous is regarded as a long period of 61 million years (Tucker *et al.*, 1998: 69 m.y.); the database records almost 1700 species, 271 genera and 50 families from almost 3700 localities; the average frequency per m.y. does not differ significantly from the Devonian: 28 (25) species, 4.5 (4) genera, 0.8 (0.7) families.

The Permian period is estimated to span 42 million years. It seems to be much less known: the number of described localities is considerably lower: only about 900 are recorded. The frequency of ammonoid taxa, however, is not much different from the Carboniferous: more than 1000 species belong to 184 genera in 19 families, and the average frequency per million years is practically the same as in the Carboniferous: 25 species, 4.7 genera, 0.8 families.

The differences between the number of ammonoid localities in the Devonian and Carboniferous correspond apparently to the duration: In the Devonian (34 or 46 m.y.) 2100 localities are recorded in GONIAT, yielding 1092 species; 1701 recorded Carboniferous (61 or 69 m.y.) ammonoid species are found in 3677 localities. Only the Permian (42 m.y.) records are different: 903 localities yielded 1043 species. Also the number of publications on Permian ammonoids is much smaller: only about 230 papers concern the Permian, 400 the Devonian, 575 the somewhat longer Carboniferous system.

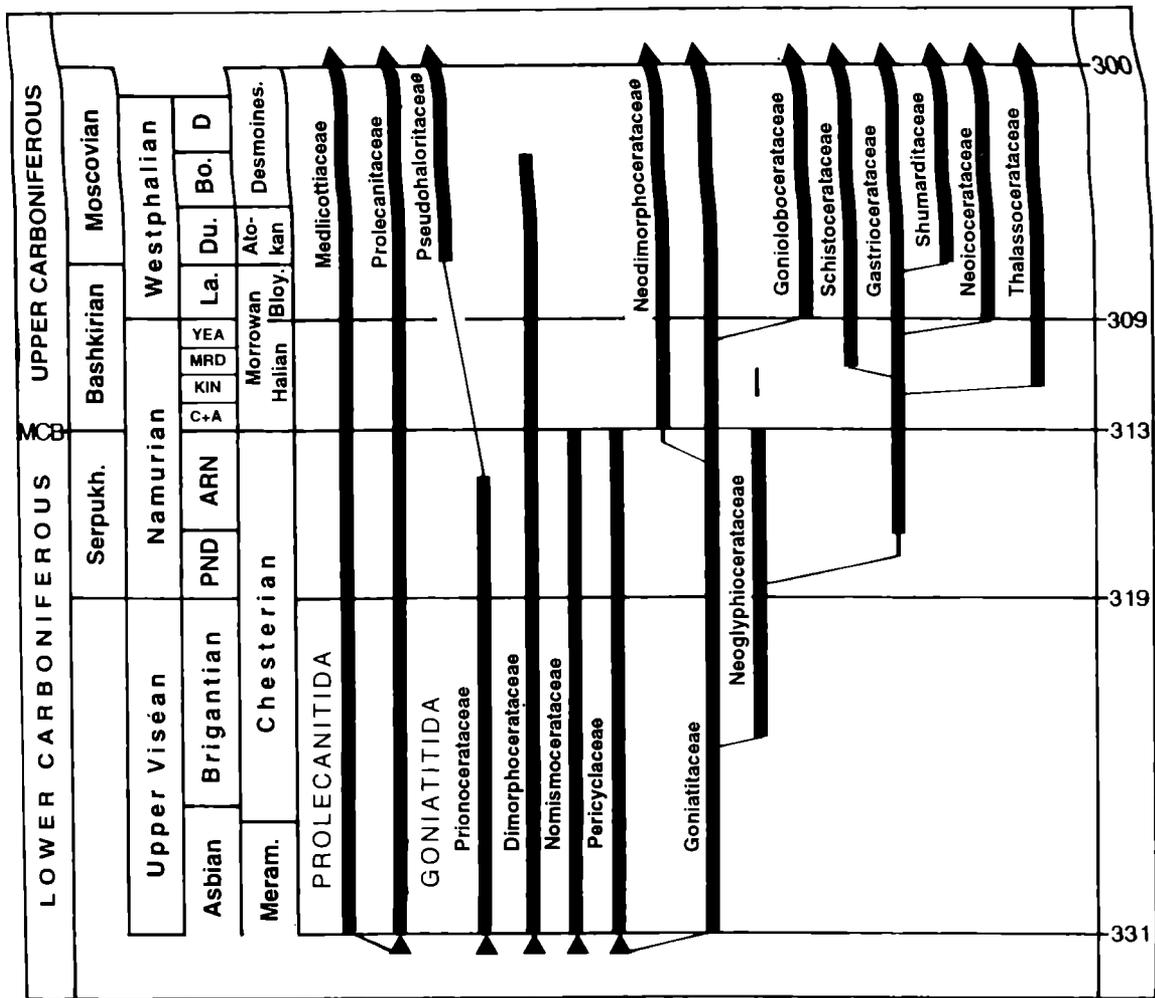


Fig. 1. Chart showing the phylogeny and range of mid-Carboniferous superfamilies (between 331-300 Ma). Abbreviations: PND, Pendleian; ARN, Arnsbergian; C, Chokierian; A, Alportian; KIN, Kinderscoutian; MRD, Marsdenian; YEA, Yeadonian; La., Langsetian; Du., Duckmantian; Bo., Bolsavian; D, Westphalian D; Bloy., Bloydian.

As a general result, there does not seem to exist a fundamental difference in the general turnover rate of the ammonoids during the Devonian and Carboniferous; the Permian period shows a similar rate, but seems to be less well known.

1.3 Quantitative analysis of the critical interval «late Lower Carboniferous till early Upper Carboniferous»

The present study concentrates on the epochs immediately before and after the MCB. The Western European standard series «Namurian» formerly taken as the basis of the Upper Carboniferous can be subdivided easily on a world-wide scale by seven well-known stages: Pendleian, Arnsbergian, Chokierian, Alportian, Kinderscoutian, Marsdenian, and Yeadonian.

Coeval stages in Eastern Europe and Asia are Serpukhovian and Bashkirian, in the USA Chesterian and Halian (lower Morrowan). The total frequency amounts to 700 species, 110 genera and 25 families and comprises 40-50 % of the entire system. In the intervals below the MCB ten superfamilies are present (Fig. 1), as well as after the MCB, but the composition of the faunas is fundamentally different: three superfamilies became extinct at the MCB, and several new superfamilies started above the MCB.

This quantitative turnover becomes clear by separating the subfamilies (families are listed as such when monotypic): several groups (Fig. 2) already became extinct some time before the MCB, and some groups arose a short time after the MCB, but at least seven or eight (so the Dimorphoceratinae, Delepinoceratidae,

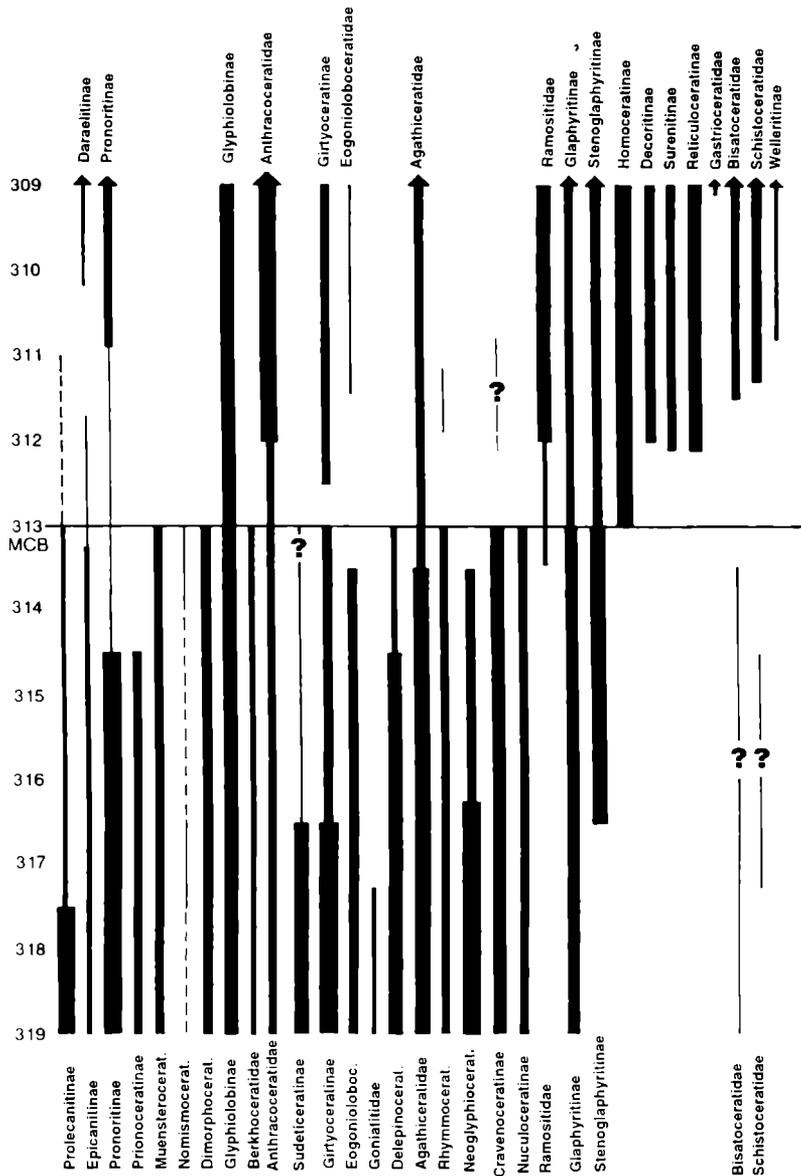


Fig. 2. Chart showing the range of mid-Carboniferous ammonoid subfamilies and monotypic families during the critical interval between 319-309 Ma (MCB: 313 Ma).

Neoglyphioceratinae and Cravenoceratinae became extinct at the MCB, and one group (the Homoceratinae) originated immediately after the MCB.

The diversity changeover is documented (Fig. 3) by the counts of (A) First appearances, (B) Last appearances, (C) total frequency, and (D) the number of extant species which survived a certain boundary.

(A) The number of the first appearance of new species which had been remarkable throughout most of the late Lower Carboniferous was slightly on the decline since the beginning of the Namurian (Serpukhovian).

Immediately after the MCB the origination of new species increased to a maximum in the Kinderscoutian and dropped again towards the end of the Namurian.

(B) The peaks of the number of species to become extinct corresponds only partly to the first appearances: At the end of the Pendleian the extinction rate increased considerably, which resulted in a relatively low frequency rate at the beginning of the following interval.

(C-D) During the Arnsbergian the frequency rate recovered, and the extinction rate reached a maximum at the MCB. Longer living (extant) species crossing the interval

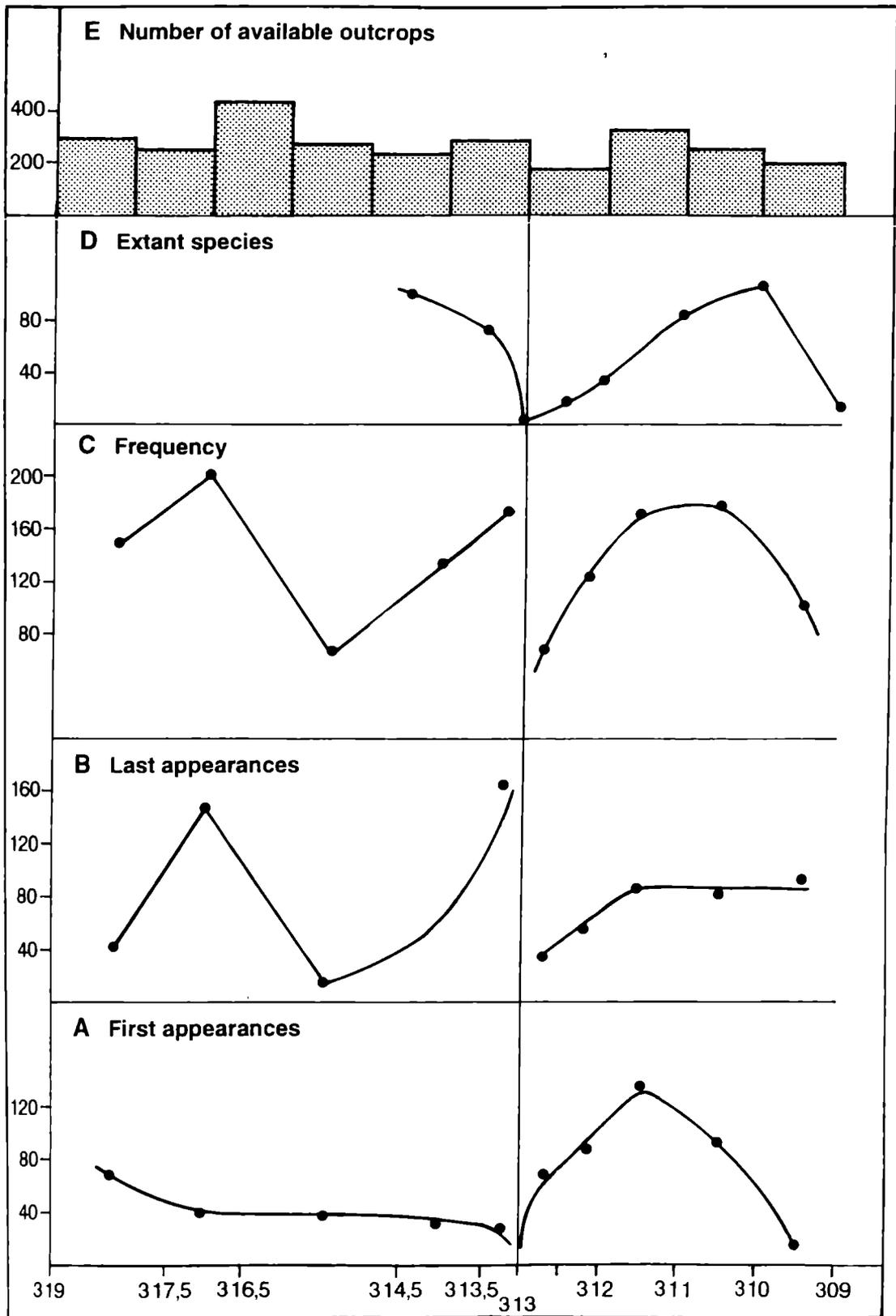


Fig. 3. Frequency distribution of the ammonoid species during the mid-Carboniferous critical interval around the MCB between 319-309 Ma. Abscissa: absolute time scale as used in the Ammonoid Database GONIAT version 2.80 (Kullmann *et al.* 1998), radiometric time scales of Harland *et al.* 1990, Jones 1995, Menning *et al.* 1996, Riley *et al.* 1994, Sandberg and Ziegler 1996 and others. - A = First appearance of new species; - B = Last occurrence of existing species; - C = Absolute frequency of species; D = extant species of the preceding interval; E = number of available outcrops, for comparison of locality availability. - Values of intervals longer or shorter than 1 million years are converted into 1 m.y.

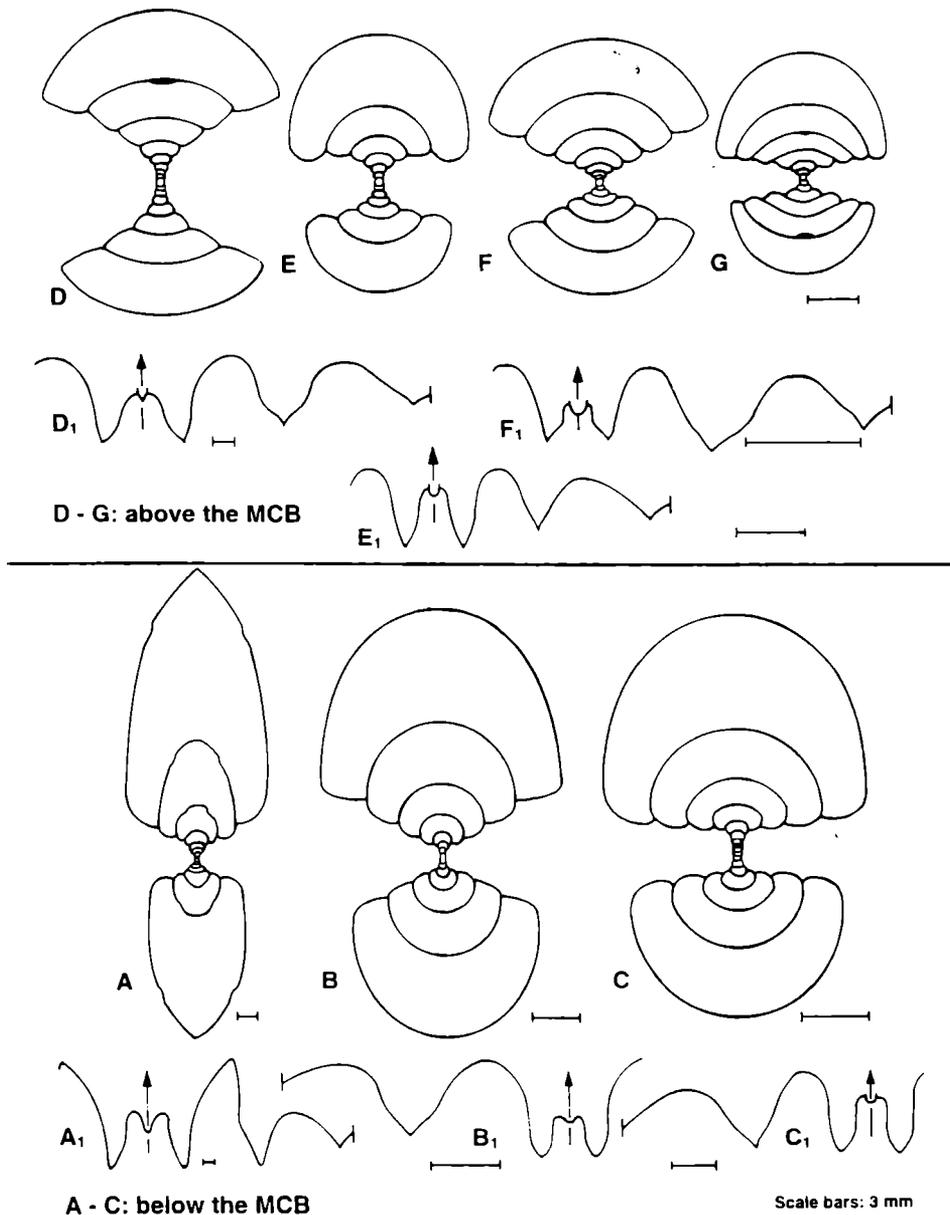


Fig. 4. Cross-sections and sutures of ammonoids of the mid-Carboniferous critical interval. A-C: below the MCB (313 Ma), D-G above the MCB. A: *Eumorphoceras bisulcatum* (from McCaleb, Quinn & Furnish 1964, fig.3B,4C); B: *Zidardites bransoni* (from Saunders 1973, fig.13A,13E); C: *Rhadinites miseri* (from Saunders 1973, fig.16 B,G). D: *Homoceras coronatum* (from Ruzhencev and Bogoslovskaya 1978, fig.47a,v); E: *Isohomoceras inostranzewi* (from Ruzhencev and Bogoslovskaya 1978, fig.43a,b); F: *Parahomoceras asperum* (from Ruzhencev and Bogoslovskaya 1978, fig.63a,v); G: *Fallacites portentosus* (from Ruzhencev and Bogoslovskaya 1978, fig.61a.).

boundaries (D) decreased in number towards the MCB and increased afterwards slowly to a maximum at the Marsdenian-Yeadonian boundary. Together with the relatively low and balanced extinction rate it resulted in an extended period of species richness which decreased finally at the end of the Namurian epoch.

The average number of localities and beds for each million year is shown in Fig. 3E. It is lowest immediately above the MCB. Obviously the low number of outcrops seems to correspond

to some extent to the low number of discovered localities (for discussion see Rödder, 1997).

Only four species are known from below and after the MCB: (1) *Stenopronorites uralensis*, (2) *Proshumardites delepinei*, (3) *Glaphyrites uralensis* and (4) *G. solidus*. There undoubtedly existed more species. A number of «Lazarus species» survived because in addition nine long-living genera are known to cross the boundary, but no representatives of these genera are known from the following

interval. Also, the important late Devonian and Lower Carboniferous superfamily Prionocerataceae, which disappeared during the Arnsbergian, reappeared not until the Atokan or Moscovian, when it gave rise to the superfamily Pseudohaloritaceae (Figs. 1 and 2).

Ammonoids crossing the MCB belong to ammonoid superfamilies known for their long generic duration. The longevity of the majority of genera of the order Goniatitida did not usually exceed 8-10 million years; most genera crossing the MCB, however, belong to groups with an extreme longevity, in the interval under consideration averaging 18 million years. One third of these genera are representatives of the Prolecanitida known in general for their slow evolutionary rate; the percentage of this order amounts on average to only 15 % of the ammonoid faunas. The generic durations of the above mentioned genera are about 16 m.y. (*Proshumardites*), 22 m.y. (*Stenopronorites*) and even 54 m.y. (*Glaphyrites*).

1.4 Qualitative analysis of the critical interval «late Lower Carboniferous till early Upper Carboniferous»

The changeover of ammonoids at the MCB is in reality a fundamental change in the composition of the faunal elements. Of the ten superfamilies in the late Lower Carboniferous three became extinct, one (Prionocerataceae) persisted only in «Lazarus species» till the late Upper Carboniferous, as mentioned above. The main groups which died out at the MCB were the Girtyoceratidae (including the well ornamented eumorphoceratids) and the Cravenoceratidae, representing together about a third of all species of the interval below the MCB which was definitively *Eumorphoceras*-dominated (almost 20 species, immediately below the MCB 6 species persisted).

The boundary between the Arnsbergian and the Chokierian, the first interval which can be recognized after the MCB, is extremely sharp. The eumorphoceratids had disappeared completely, and the new faunas are dominated by the Homoceratidae. They appeared immediately at the beginning of the Chokierian with three genera and developed 15 species, followed shortly by nine genera with more than forty species. This homoceratid-dominated interval comprised representatives of the Homoceralinae of up to about 40 %. The second most

important new group of ammonoids was the family Ramositidae with one genus and four species (11 %). The rest were representatives of groups with a long duration (mainly glaphyritids, 22 %, Prolecanitida, 8 %).

The morphologic differences (Fig. 4) concern the configuration of the suture and the shell characteristics of their early whorls. Additional significant characters are the ornamentation and the general outline of the conch including its size. The general aspect of conch shape as well as suture in the homoceratid-dominated interval points more to a less advanced degree of development of the internal characters than that of some advanced forms of the stratigraphically older eumorphoceratid-dominated interval.

The suture of many of the advanced older forms is eight-lobed with a wide ventral lobe displaying inflated or even pouched parallel-sided prongs (typical in B1 and C1). This gastrioceran type of ventral lobe appeared with the superfamily Gastriocerataceae, especially in the glaphyritids, (*Richardsonites*). A great part of the Arnsbergian faunas already exhibited this type of suture (percentage of glaphyritids = 30%). A more simply configured ventral part of the suture, however, was predominant in the late Lower Carboniferous. The main groups of the Neoglyphiocerataceae, especially the Cravenoceratidae, which ended at the MCB (one poorly known genus is described from the Kinderscoutian) were the typical representatives of this period.

The early whorls of the eumorphoceratid-dominated faunas near the end of this interval were rather variable, usually widely umbilicate in the early stages, but appeared to have the advanced tendency toward involution of the relatively large whorls (see A1, B1, C1). However, their young stages maintained a discoidal conch form till the fourth or fifth whorl. The species-rich genus *Eumorphoceras* is in addition characterized by a complicated ornamentation of the shell.

The interval after the MCB, the Chokierian, started with smooth and relatively small forms which display no ornamentation but only coarse or lamellate growth lines. The suture was usually also eight-lobed, but consisted of a relatively simple ventral lobe with acute prongs which are not inflated or pouched. The main difference of the conch shape can be observed in the characteristic shape of the early

growth stages. The genus *Homoceras* and some other homoceratid genera are characterized by early whorls with a wide and low whorl section and with a sharp umbilical shoulder forming a special outline of the young whorls called «calyx» stage (Figs. 4 D and G). Related genera do not have this feature, but they also lack involute whorls on later stages (see *Isohomoceras*, Fig. 4E and *Parahomoceras*, Fig. 4F). The relatively wide whorls give the young whorls a pachycone or even globular appearance. Later growth stages are pachycone or thick-discoidal, discoidal conchs are rare. Another speciality of some genera are intraventral ridges which are common among homoceratids. This character was restricted to this group in the late Namurian, but is known to infrequently occur in different Carboniferous ammonoids.

The following stage, the Alportian, was still homoceratid-dominated, and the glaphyritids and ramositids maintained their percentage ratios. A striking change came with the beginning of the Kinderscoutian; the very prolific reticuloceratids arose and expanded; its reached almost 50 % of the fauna, while 12 % were homoceratids, 11 % glaphyritids, 9 % *Ramosites*. In this reticuloceratid-dominated period the differently ornamented Reticuloceratinae, phylogenetically related to the homoceratids, occupied the position of the eumorphoceratids during the Arnsbergian.

The phyletic origin of the Homoceratidae is still uncertain. The configuration of the suture suggests an origin close to the Cravenoceratidae; the «calyx» shape of the early whorls is a feature of the homoceratids, but in general not dissimilar from the Neoglyphiocerataceae. The Glaphyritidae have advanced sutures and an enhanced conch shape with the tendency toward increasingly involute whorls; a close relationship to the Homoceratidae seems to be unlikely although the Glaphyritidae are regarded as the main rootstock for the major groups of late Upper Carboniferous and Permian ammonoids.

1.5 Summary of ammonoid diversity

(1) During the Arnsbergian, before the MCB, the majority of ammonoids maintained a relatively simple type of suture, combined with an advanced involute conch form (e.g., Dimorphoceratinae, Neoglyphioceratidae and Cravenoceratidae).

About a third of the species had developed advanced suture characteristics in addition to the involute conch form (Glaphyritidae). Many of the world-wide distributed ammonoids were complicatedly ornamented. The number of genera and species decreased stepwise toward the MCB.

(2) After the MCB the dominating groups except the Glaphyritidae became extinct. Only a few species of long-living genera are known to survive the MCB event. In the critical interval several further long-living genera are not represented in our collections («Lazarus species»).

(3) At the same time the homoceratids appeared with several genera and species. They represented forms with relatively simple sutures like the majority of species of the preceding epoch, but with a conch of a less advanced type: evolute and wide, with a low degree of involution. The increase of this group was stepwise and ended in the following Kinderscoutian Stage; it gave rise to the complicatedly ornamented reticuloceratids.

(4) Arnsbergian with a high number of ornamented species of *Eumorphoceras* below the MCB and Kinderscoutian with the numerous ornamented species of *Reticuloceras* and related forms above the MCB are definitely high diversity phases in ammonoid evolution.

(5) The fluctuations of the ammonoid faunas in the critical interval at the Mid-Carboniferous boundary showed similar patterns as described by House (1989) for the Devonian ammonoids: a stepwise decline in diversity, a low point, an initiation point for new groups, and a stepwise increased evolutionary diversification.

1.6 Critical intervals during the Carboniferous period

From the Devonian eight critical intervals and events are known, which resulted in major fluctuations in the diversity of ammonoids (House, 1985, Kullmann, 1994). In the Carboniferous diversity fluctuations are comparatively rare. Four main events are significant: the Devonian-Carboniferous boundary event, the event at the Viséan-Namurian boundary, the MCB event, and finally the Yeadonian-Langsettian boundary event.

Some of the critical intervals connected with the boundary events show a number of similarities: (1) the stepwise decrease in diversity before from a high diversity phase to a low

diversity phase, (2) after the low point the origin of new groups with extremely wide early whorls and a low degree of involution, (3) onset of a high diversity phase with complicated conch forms and ornamentation.

The first low diversity phase can be observed at the Devonian-Carboniferous boundary: (1) the clymeniids as well as many species of the Tornoceratina disappeared below the D-C-boundary; (2) widely umbilicate species of early whorls of *Acutimitoceras* and *Gattendorfia* appeared and (3) gave rise to more complicated ammonoids with diverse conch shapes, suture and ornamentation (e.g., *Gattenpleura*, pericyclids).

A second turnover phase can be seen at the Viséan-Namurian boundary. The low diversity was less fundamental than at the D-C boundary or the MCB. (1) Several genera and subfamilies were severely reduced by extinction before the boundary, (2) forms with widely umbilicate early whorls, e.g., the Cravenoceratidae, appeared immediately in beds above the boundary, and (3) the high diversity phase with the eumorphoceratid-dominated faunas followed soon after.

The third low diversity phase is connected with the MCB as described. The fluctuations have obviously no periodicity. The time between the first and the second low diversity phase can be estimated at 35 m.y., between the second and the third only at 6 m.y.

1.7 Possible causes of the MCB boundary event

A plausible explanation for the data presented in event studies is not yet in sight. Events may have different causes, and a number of as yet unidentified environmental factors may have had different influences. In the critical interval around the MCB several factors may not have played a considerable role: volcanic activity is relatively low in the times under consideration (last major activity preceding the MCB at 320 Ma in Europe, at 328 Ma in Australia - Roberts *et al.*, 1995), and indications for extended anoxic influences are not visible on a global scale.

The duration of the decrease phase can be estimated at about 3 m.y., but the low diversity phase seems to have been very short. The increase phase was apparently shorter than the decrease, no more than one million years. During the decrease phase unfavourable living conditions

with stressed biota resulted in a graded extinction. The causes of extinction were possibly manifold. Tectonic activity predominated during the late Lower Carboniferous and during at least parts of the Upper Carboniferous period. Tectonic uplift would have led to the increase of regionally and finally globally chemical erosion rates, causing a decrease in atmospheric CO₂ and a global cooling (Reyno and Ruddiman, 1992). Large areas of lime-stone production were widespread in the early and late Carboniferous and must have reduced the content of CO₂ in the atmosphere. Drastic changes of the temperature towards an ice-house climate may have greatly influenced the ocean habitats.

Dickins (1996) pointed out that the onset of the first period of glaciation has been observed in Australia as early as the late Lower Carboniferous, before the time of the MCB, resulting in an eustatic drop of the sea-level. Eustatic sea-level changes may have played a major role as was suggested by House (1988), Hallam (1992), Maynard and Leeder (1992), Riley (1990) and others. According to Dickins the glaciation period may have extended into the lower part of the Late Carboniferous.

The short interval of the absolute low diversity phase cannot be explained easily by the glaciation phenomena and sea-level changes, because the latter have taken time spans of considerable length. At the D-C boundary as well as at the MCB the extinction rate was so short and so high that it came close to the complete extinction of the entire superorder Ammonoidea as occurred at the end of the Cretaceous period. It has to be considered whether an asteroid impact did take place at the MCB contributing to the extinction event amidst an already stressed environment.

2 A review of ammonoid biostratigraphy of the *Homoceras* Zone

2.1 Lower boundary

In Europe the lower boundary of the *Homoceras* Zone lies approximately at the base of the Chokierian Stage showing the appearance of the ammonoid genus *Isohomoceras*. The Chokierian and the overlying Alportian stages in Europe correspond with the entire *Homoceras* ammonoid zone. The *Homoceras* Zone shows the major change in the ammonoid evolution and is readily recognizable in the

1985; Nikolaeva, 1994, 1995; Titus *et al.*, 1997, etc.). In the countries of the former USSR the Mid-Carboniferous boundary is drawn at the base of the Bashkirian, in the USA it corresponds to the base of the Pennsylvanian (Fig. 5).

In Britain, Belgium, and Central Asia, and the South Urals the appearance of the genus *Isohomoceras* precedes the entry of the zonal index genus *Homoceras*, while in Northern Africa, and the USA these two genera were recorded at the same level. Bisat (1924, 1928), Hodson (1954, 1957), Riley (1987) and others indicated that in Britain and Belgium the lower boundary of the *Homoceras* Zone is drawn at the level of the first appearance of *Isohomoceras subglobosum* and corresponds with the base of the *Isohomoceras subglobosum* Zone that is overlain by the *Homoceras beyrichianum* Zone.

Ruzhencev and Bogoslovskaya (1978) recorded *Isohomoceras* from the same faunal band with *Homoceras* in the South Urals. They showed that in the Sholak-Sai section in the South Urals *Isohomoceras praematurum* occurs together with *Homoceras coronatum* and that these species were the earliest records of the *Homoceras* Zone in the Urals. The beds containing this assemblage was referred to the *Homoceras coronatum* Zone. Both above species were originally described in Belgium from the *Homoceras beyrichianum* Zone. In the Sholak-Sai Section the beds with these two species are separated from the Serpukhovian *Fayettevillea-Delepinoceras* Genus Zone by 0.75 m of limestones. Ruzhencev and Bogoslovskaya (1978) included this 0.75 m interval to their *Homoceras coronatum* Zone and correlated this zone with the entire Chokierian (*Isohomoceras subglobosum* and *Homoceras beyrichianum* zones), although they did not have direct evidence of the presence of the *Isohomoceras subglobosum* Zone in the Urals. Nikolaeva (1999) and Kulagina *et al.* (in press) discovered in the Bogdanovsky Section (South Urals) the 3 m thick interval in which *Isohomoceras* precedes the appearance of *Homoceras coronatum*. These finds support the view that in the Urals the lower boundary of the *Homoceras* Zone should be placed below the first appearance of the genus *Homoceras* and that the Sholak-Sai section represents a condensed rock sequence (Nikolaeva, 1994). Generally, in the Urals the lower boundary of the *Homoceras* Zone is at present drawn at the base of the Bogdanovsky Subhorizon,

the lower part of the Syuransky Horizon. In Central Asia, (Aksu Section) Nikolaeva (1994) established the occurrence of *Isohomoceras* aff. *subglobosum* which she referred to the *Isohomoceras subglobosum* Zone. The occurrences of the genus *Homoceras* in Central Asia are recorded much higher up in the succession.

In the USA (Test Site Section, Nevada) the genera *Isohomoceras* and *Homoceras* are recorded from the same level (Titus *et al.*, 1997) and the lower boundary of the *Homoceras* Zone is placed at the level showing the first appearance of these two genera.

2.2 Upper boundary

The upper boundary of the *Homoceras* Zone in Europe corresponds with the lower boundary of the *Reticuloceras* Zone (the base of the Kinderscoutian). It is placed at the level of the first appearance of *Phillipsoceras circumplacatile*, a species with pronounced umbilical nodes and a reticulate ornament. In the South Urals the synchronous beds are considered to be those with the morphologically similar *Phillipsoceras alparhipaeum*, i.e. the level within the *Reticuloceras-Bashkortoceras* Genus Zone. The position and correlation of this boundary world-wide was discussed in detail by Nikolaeva and Kullmann (1998). The recent studies in the South Urals suggest that this level lies within the Syuransky Horizon and may correspond with the upper boundary of the Bogdanovsky Subhorizon (Kulagina *et al.*, in press). The uppermost beds of the *Homoceras* Zone in Western Europe are recognized as the *Homoceratoides prereticulatus* Zone.

2.3 The global review of the *Homoceras* faunas

2.3.1 Great Britain

The rocks containing *Homoceras* were originally referred to the Lower Sabdenian (Bisat, 1924, 1928). Bisat (1928) subdivided the *Homoceras* Zone into seven species zones: *nuculum*, *subglobosum*, *beyrichianum*, *undulatum*, *proteus*, *eostriolatum*, and *prereticulatus* zones. Generally, this zone was represented by shales (e.g., the Sabdenian Shales in England, Clare Shales in Ireland) horizontally replaced by calcareous sandstones (e.g., Caution Gill Beds). In some areas the *Homoceras*

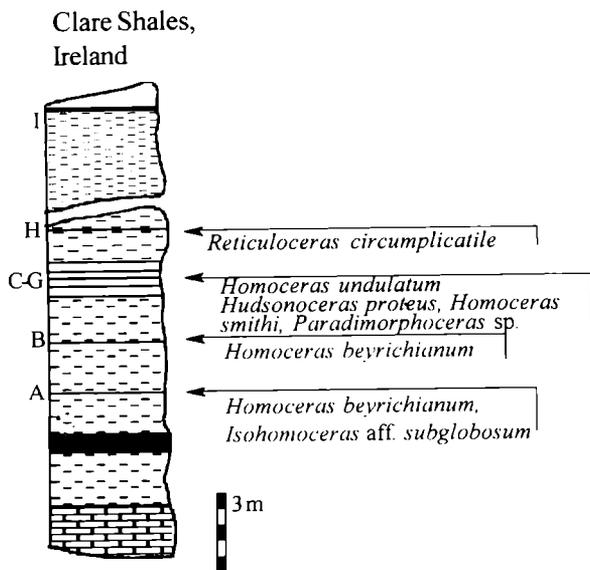


Fig. 6. Section of the Namurian in Clare, Ireland (after Hodson, 1954).

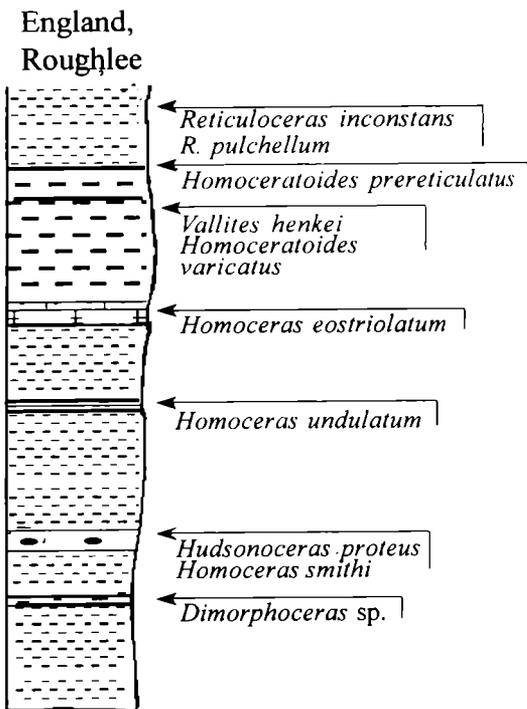


Fig. 7. Section of the Namurian in Roughlee (after Bisat and Hudson, 1943 and Hudson and Cotton, 1943).

Zone (or its part) corresponds to a gap in the succession (Scotland, South Wales, etc.). Later the *nuculum* Zone was referred to the uppermost Arnsbergian. Bisat (1928) correlated the lower part of the *Homoceras* Zone (*subglobosum* and *beyrichianum* zones) with the Chokierian Stage of Belgium, and subsequently this interval was referred to as the Chokierian (or H1). The upper part of the *Homoceras* Zone (*undulatum*, *proteus*, *eostriolatum*, and *prereticulatus* zones) is referred to as the Alportian (H2) after the Alport District in Derbyshire, the classical area where this interval was best studied.

2. 3.1.1 Chokierian (H1)

The Chokierian is considered as the time range of the ammonoid species *Isohomoceras subglobosum* (Bisat) and *Homoceras beyrichianum* (Koninck). Only a few localities (e.g., Stonehead Beck Section in England) display the transition of ammonoid species from the uppermost Arnsbergian to the lowermost Chokierian. The lower Chokierian *Isohomoceras subglobosum* Zone in the type region in England contains only a zonal name-bearer. This is a relatively narrowly umbilicate, sub-

spherical species with delicate lamellae and a well-rounded umbilical shoulder (Bisat, 1924, Riley, 1987). *Isohomoceras subglobosum* (Bisat) is replaced in the succession by *Homoceras beyrichianum* (Koninck) which is a homoceratid with an acute umbilical shoulder and well developed dichotomizing lamellae. In Samsbury Bottoms and in Alport Dale the level with *Homoceras beyrichianum* occurs 15-18 m above *I. subglobosum* (Figs. 6 and 7). Bisat (1924), Bisat and Hudson (1943), Hodson (1954) and others reported *Homoceras diadema* (Beyrich) from the *H. beyrichianum* Zone in England. The taxonomic assignment of the specimens that these authors identified as *H. diadema* remains uncertain. *Homoceras diadema* was regarded as a junior synonym of *Isohomoceras striolatum* (Phillips) by Haug (1898) and Ruzhencev and Bogoslovskaya (1978), whereas Bisat (1924) argued that these are two separate species. A new detailed study of the ornament and shell shape of both species is needed to positively identify the specimens from the *Homoceras beyrichianum* Zone. In County Clare, Ireland in some sections *I. subglobosum* is accompanied by *H. beyrichianum* since the Clare sections are very condensed (Hodson, 1954). However, Hodson and Lewar-

Alport Dale

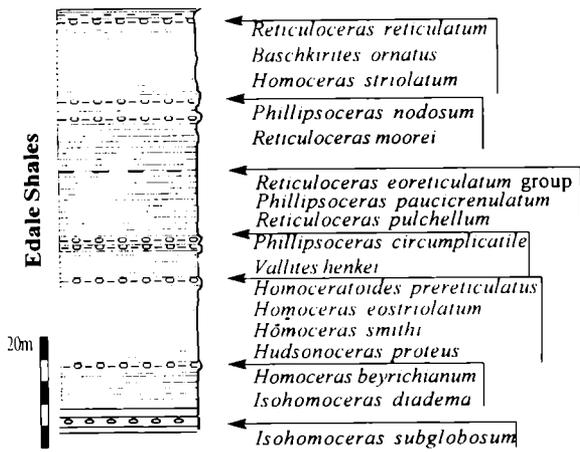


Fig. 8. Generalized section of the Namurian in Alport Dale, Derbyshire (Alport Boring), Britain (after Hudson and Cotton, 1943).

ne (1961) described a number of successions from Clare where *I. subglobosum* precedes *Homoceras beyrichianum* (Fig. 6).

2.3.1.2 Alportian (H2)

The Alportian at present includes four species zones. The lowermost Alportian species zone is that containing *Hudsonoceras proteus* (Brown) and *Homoceras smithi* (Brown) (Figs. 7, 8, and 9). *Hudsonoceras proteus* is a very well recognizable nomismoceratid that is known from many sections worldwide and evidently has a wide stratigraphic range. The ammonoid occurrences of this age were found in similar geological settings throughout Western Europe. *Homoceras smithi* is recorded from Britain (Alport Dale, Todmorden, Roughlee, Ireland), Belgium and Germany (Hodson and van Leckwijck, 1958). In the majority of localities the lowermost Alportian ammonoid-bearing beds are composed by a thin (a few cm) layer of shales containing three successive levels. The lowermost is the band with *Hudsonoceras proteus* only. It is followed by the bed yielding *Hudsonoceras proteus* associated with *Homoceras smithi*, and the topmost is the one containing *Homoceras smithi* only. Another type of occurrence are the bullions that are generally thicker than the equivalent shaly beds but contain exactly the same fauna. This faunal bed is usually underlain by the bed with *Paradimorphoceras moorei* (Hodson, 1954).

Samlesbury Bottoms

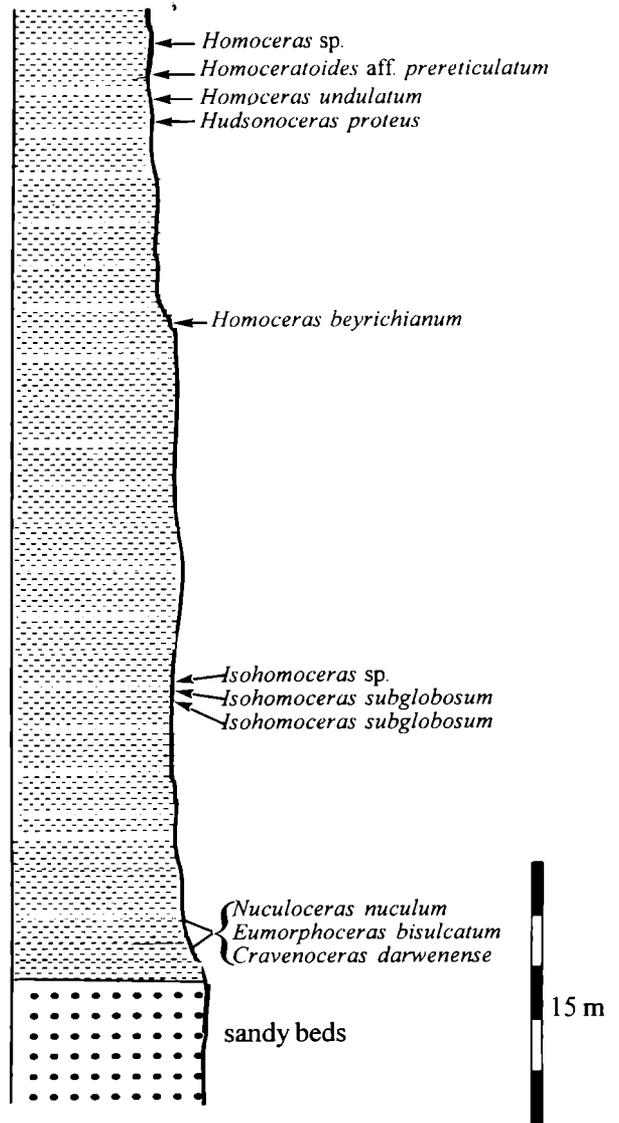
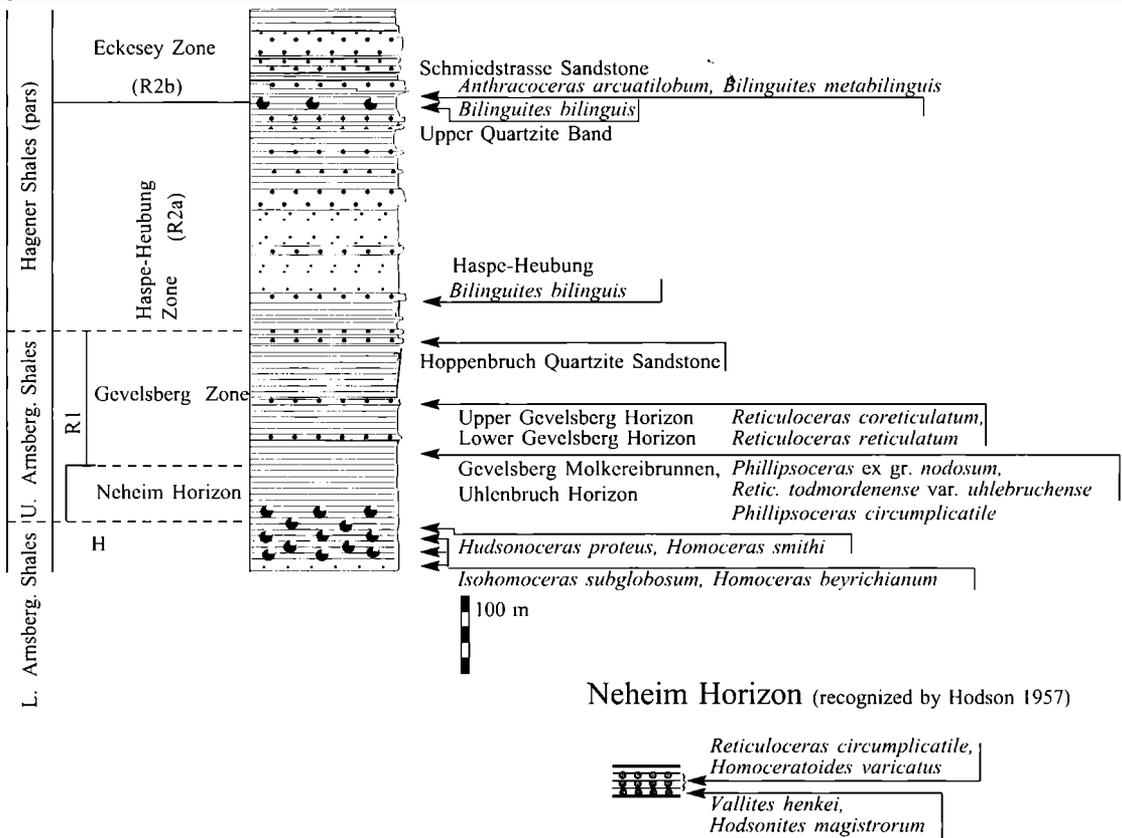


Fig. 9. Section of the Namurian in Samlesbury Bottoms, Lancashire (after Bisat and Hudson, 1943).

The succeeding *Homoceras undulatum* Zone is characterized by the zonal name-bearer associated with *Paradioirphoceras sp.* (Hodson, 1954). The zone is recognized in Yorkshire (Todmorden, Cowling), Lancashire (Samlesbury Bottoms), Ireland (Clare), etc. The ornament of *Homoceras undulatum* is composed of narrow lamellae, very different from the prominent lamellae of the Chokierian species and it is relatively narrowly umbilicate (UW/Dm = 0.20) (Bisat, 1924).

This zone is followed by the *H. eostriolatum* Zone. The zonal name-bearer was recorded from Alport Dale and Roughlee and some



Neheim Horizon (recognized by Hodson 1957)

Fig. 10. Section of the Namurian in the Ruhr Region, Germany (after Pateisky, 1959).

other sections (Bisat, 1928). In Clare (Ireland) this species was not recorded and Hodson (1954) suggested that it might have been confused with *Vallites henkei*.

Isohomoceras striolatum (Phillips), a compressed homoceratid with straight lamellae was originally recorded from the Alportian in Todmorden, Rough Lee (Bisat, 1924), etc. However, it may have a wider stratigraphic range and start from the Chokierian (Bisat, 1924).

The succeeding is the *Homoceratoides prereticulatus* Zone. The zonal species is recognized throughout Western Europe and was proposed to identify one of the marker horizons for the Namurian (Hodson, 1957). Since *Homoceratoides prereticulatus* is a well identifiable species, the previous zone and the beds with this species are sometimes regarded as a single stratigraphic unit. *H. prereticulatus* is recorded from Samlesbury Bottoms, Roughlee, Alport Dale (depth 110-112 ft), and Foynes Island (Ireland) (Bisat, 1924; Bisat and Hudson, 1943).

2.3.2 Germany

The *Homoceras* Zone in Germany is best studied in the Ruhr Region. The *Homoceras* fauna occurs in the shales and in the bullion bands imbedded in the shales (Fig. 10). Pateisky (1959) indicated four successive levels in the Ruhr succession in which the *Homoceras* fauna was found. The lowermost are the occurrences of *Isohomoceras subglobosum* and *Homoceras beyrichianum* in the Lower Arnsbergian Shales underlying the Neheim Horizon. Pateisky indicated three levels in which these two species were found. However, it is not clear whether *Isohomoceras subglobosum* precedes *Homoceras beyrichianum* in the succession, or whether they occur together. Upward in the section a level with *Hudsonoceras proteus* and *Homoceras smithi* was recorded (Wuppertal) (Leggewie and Schonefeld, 1957). Hodson and van Leckvijk (1958) recognized the *Hud. proteus* and *H. smithi* faunal band in the upper part of the BÜsbach Roadside Section. This band is

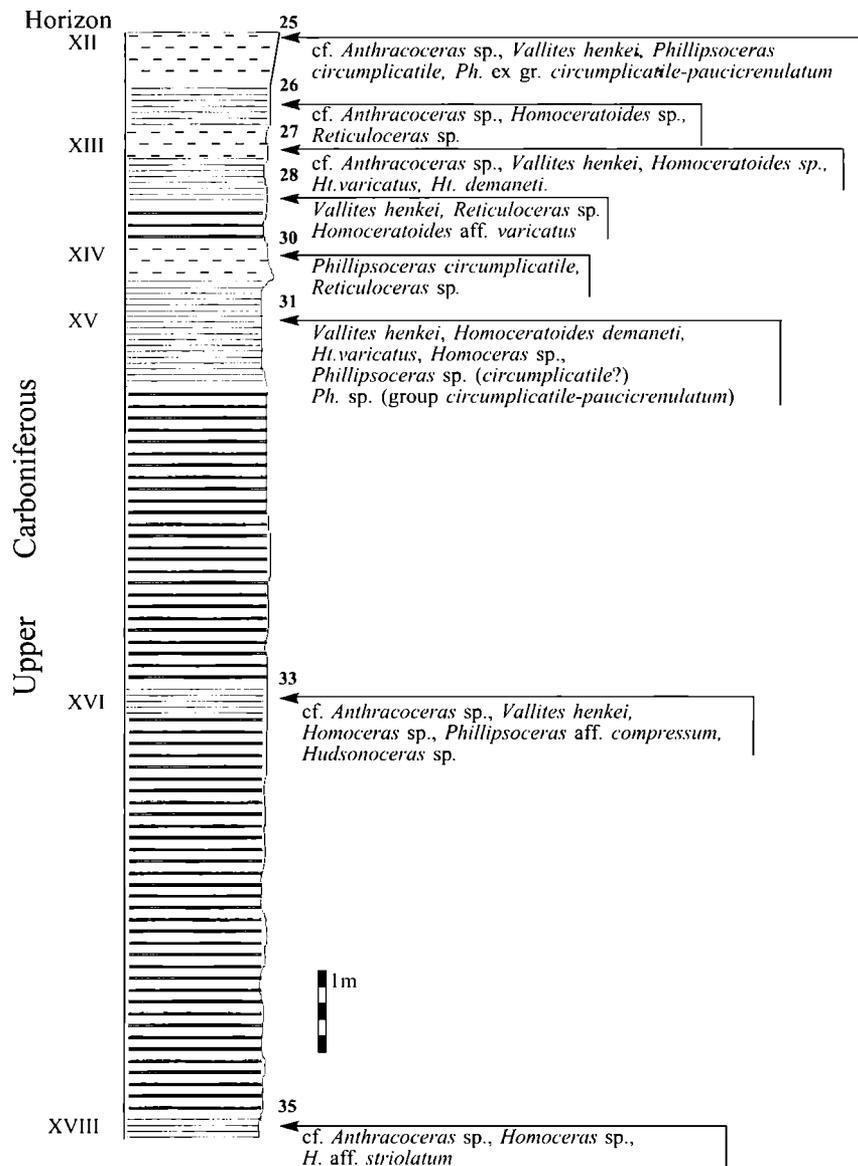


Fig. 11. Lower part of Section 748 in the valley of the Berwinne River, Belgium (after Bouckaert, 1960).

immediately underlain by the shaly band with *Paradimorphoceras* sp. The level with *Hudsonoceras proteus* lies 5 m below the bed where this species associates with *Homoceras smithi*. There is no indication of the ammonoid occurrences immediately below the *Isohomoceras subglobosum* level.

2.3.3 Belgium

In Belgium the range of the *Homoceras* Zone is almost equal to that in Great Britain. The lowermost *Homoceras* beds are represented by the Chokier Series. Occurrences of this age are recognized in the valleys of the Berwinne and Geule Rivers (Bouckaert, 1960), to

the southeast of Brussels near the highway to Marche (Bouckaert, 1959), the Java Gallery (Demanet, 1941), etc. (Fig. 11 and 12). Demanet (1934) indicated the presence of the *Homoceras beyrichianum* Zone, and Bouckaert (1959) notified the presence of *Isohomoceras subglobosum* in Jambes in the shales overlying those with *N. nuculum* that are strongly folded and broken by faults. These two levels lie about 15 m apart. The shales with *I. subglobosum* precede those with *H. beyrichianum*, although the precise position of the latter species was not specified. Haug (1898) and Demanet (1941) reported *Isohomoceras striolatum* from Charbonnages de Forte Taile and Charbonnages de Fontaine l'Pveque. Haug (1898) identified se-

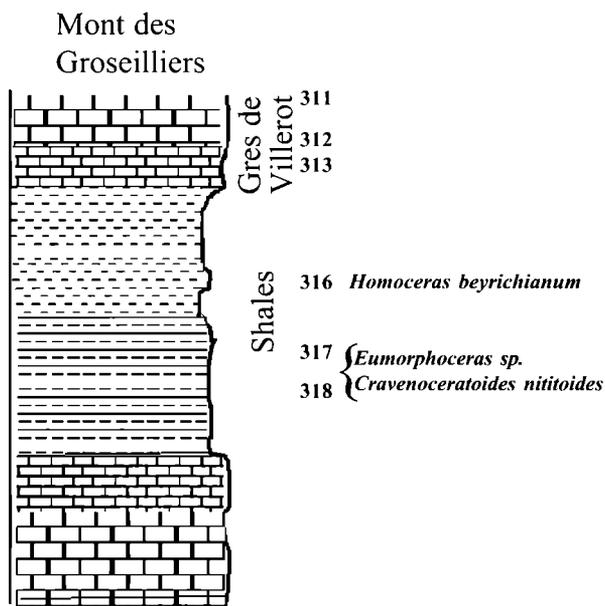


Fig. 12. Section of the Lower Namurian in Mont des Groseilliers, Belgium (after Bouckaert *et al.*, 1961).

veral varieties of *Homoceras beyrichianum* from Chokier that were subsequently considered as separate species.

The Alportian occurrences are known over a large territory including the Java Gallery with *Hudsonoceras proteus* and *Homoceras smithi* in Bed 52 (Hodson, 1957; Bouckaert, 1961) and *Homoceratoides prereticulatus* in overlying beds, Hordin Gallery with *Homoceratoides prereticulatus* in Bed 66 (Hodson, 1957), Mortroux with *Hudsonoceras proteus* and *Homoceras smithi* (Bouckaert, 1961). The beds with *Hudsonoceras proteus* and *Homoceras smithi* where they are underlain by the thin shales with *Paradimorphoceras* sp. *Homoceratoides prereticulatus* were recorded from the Geule Valley (Beds 8, 13, 14), Flawinne, Hordin Gallery (Bed 53), Java Gallery (Beds 66 and 85) (Hodson, 1957; Bouckaert, 1960, 1961).

2.3.4 North Africa

Delepine (1941), Bouckaert and Owoenko (1965) and others recorded a *Homoceras* fauna from the Coalfield of Djerada (Eastern Morocco). The presence of the *Homoceras* Zone is indicated by the find of *Isohomoceras subglobosum* and *Homoceras beyrichianum* in a single bed of shales in the Koudiat es Senn Section. Immediately below this bed *Cravenoceratoides nitidus* (Phillips) was recorded by Delepine (1941) which suggest the presence of the Mid-Carboniferous boundary in this section.

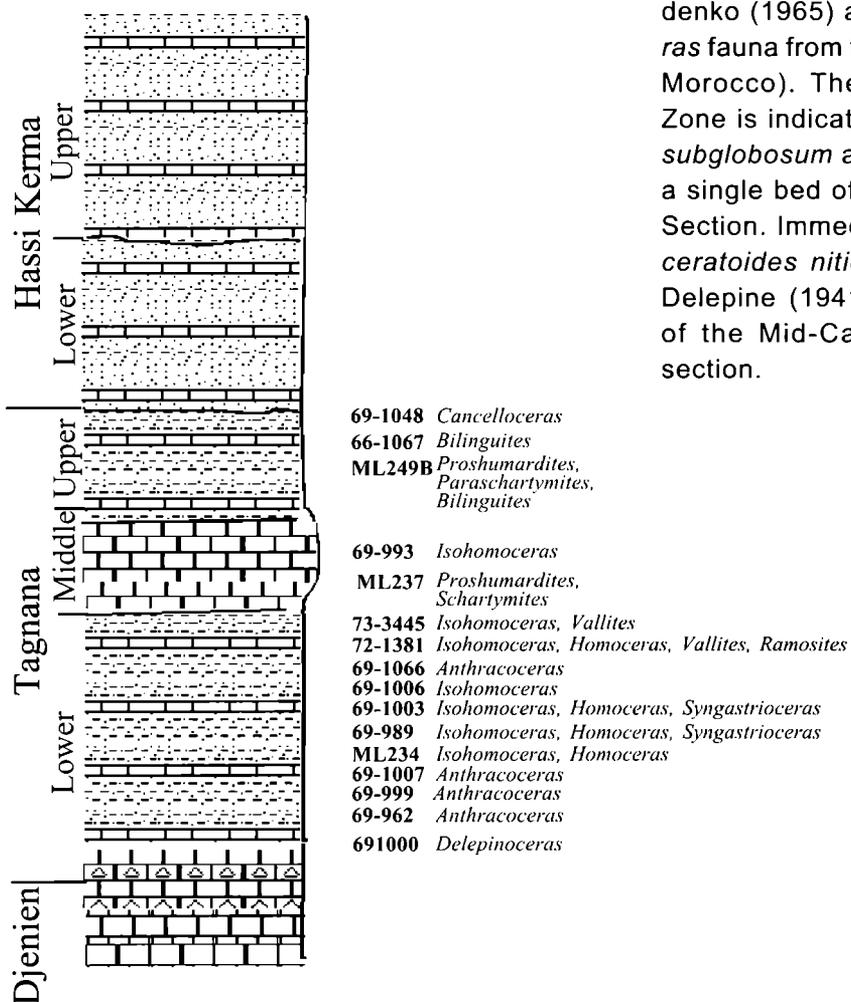


Fig. 13. Generalized section of the Lower-Middle Namurian in the Bechar Region, Algeria (after Pareyn *et al.*, 1984 and Manger *et al.*, 1985).

Pareyn *et al.* (1984) and Manger *et al.* (1985) indicated the presence of the *Homoceras* Zone in the Bechar Basin (Algeria) (Fig. 13). The Lower Tagnana Subformation contains *Homoceras*, *Isohomoceras*, *Syngastrioceras*, *Ramosites*, and *Anthracoseras*, the first two genera occurring at the same level. The first appearance of homoceratids in this area is probably referred to sample ML234, preceded by the bed with *Anthracoseras*. The uppermost occurrence of the *Homoceras* Zone is likely referred to Sample 72-1381 or to Sample 73-3445.

2.3.5 Poland

The *Homoceras* Zone in Poland is recognized only in the Lublin Basin where it includes *Isohomoceras* cf. *subglobosum* (Bisat) in the Boreholes Deblin 7 and Niedrzwica 3; *Homoceras* cf. *beyrichianum* (Koninck) in Boreholes Deblin 7, Bystrzyca IG-1, Kazimierz 1, Teptiukow IG-1, and Husynne IG-1 (Bojkowski, 1966; Korejwo, 1969). From the two latter boreholes Bojkowsky (1966) reported *Isohomoceras diadema* (Beyrich) that co-occurred with *Homoceras beyrichianum*. The same beds contain *Anthracoseras* and *Paradimorphoceras*.

There is no evidence of the presence of the upper part of the *Homoceras* Zone (H2) in Poland (Korejwo, 1969).

All the homoceratid figured by Korejwo (1969) represent poorly preserved imprints and crushed shells. The identification of *Homoceras beyrichianum* seems correct since the photograph shows prominent bifurcating lamellae characteristic of this species. The determinations of *Isohomoceras diadema* probably need revision.

2.3.6 USA

Titus *et al.* (1997) reported the equivalents of the *Homoceras* Zone at the South Syncline Ridge Section, Nevada Test Site (Fig. 14). This fauna recorded in Unit 18 of the above section contains *Isohomoceras subglobosum*, *Isohomoceras* ? *diadema*, *Proshumardites karpinskii* Rauser-Tschernoussowa, *Euroceras* sp., and *Syngastrioceras* sp. The specimen determined as *I. diadema* by Titus *et al.* (1997, pl. 1, fig. 17) is a depressed shell with a moderately wide umbilicus (UW/Dm = 0.20), whereas the type described and figured by

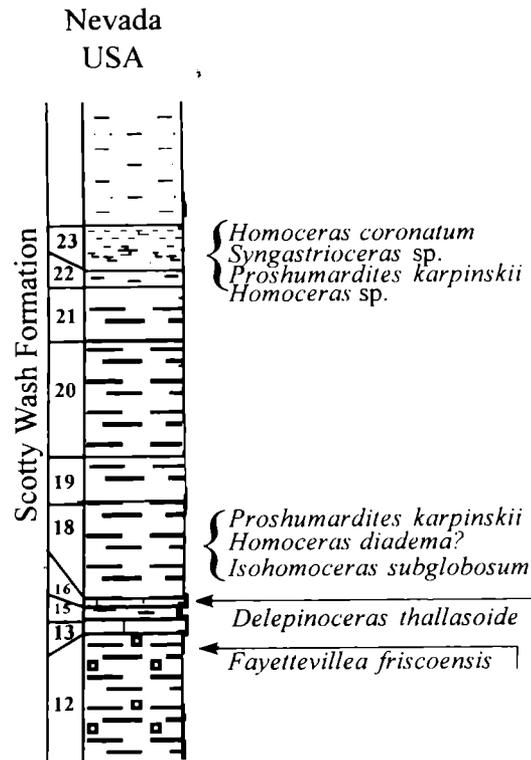


Fig. 14. Section of the Mississippian-Pennsylvanian boundary beds of South Syncline Ridge, Nevada Test Site (Titus *et al.*, 1997).

Beyrich (1837, fide Haug, 1898) is a very compressed form with a narrow umbilicus (UW/Dm = 0.12) and constrictions. The Nevada specimens assigned to *I. diadema* possess a subacute umbilical shoulder that does not correspond with the diagnosis of the genus *Isohomoceras* by Ruzhencev and Bogoslovskaya (1978). These specimens are somewhat similar to *Isohomoceras bogdanovskense* described by Nikolaeva (1999) from the Bogdanovsky Section in the South Urals and may possibly be assigned to a separate genus sharing the features of *Homoceras* and *Isohomoceras*. The presence of *Proshumardites karpinskii* is unusual at this level since this species in its type area in the South Urals and in Central Asia occurs considerably higher up in the succession, in the *Reticuloceras-Bashkortoceras* Genus Zone (Nm₂b₂-b₃). The sections in Central Asia and in the Urals contain *Proshumardites delepinei* at the same level with *Isohomoceras*. Higher up in the Nevada Section a new *Homoceras* species with a coarse ornament was recorded.

Aksu, Central Asia

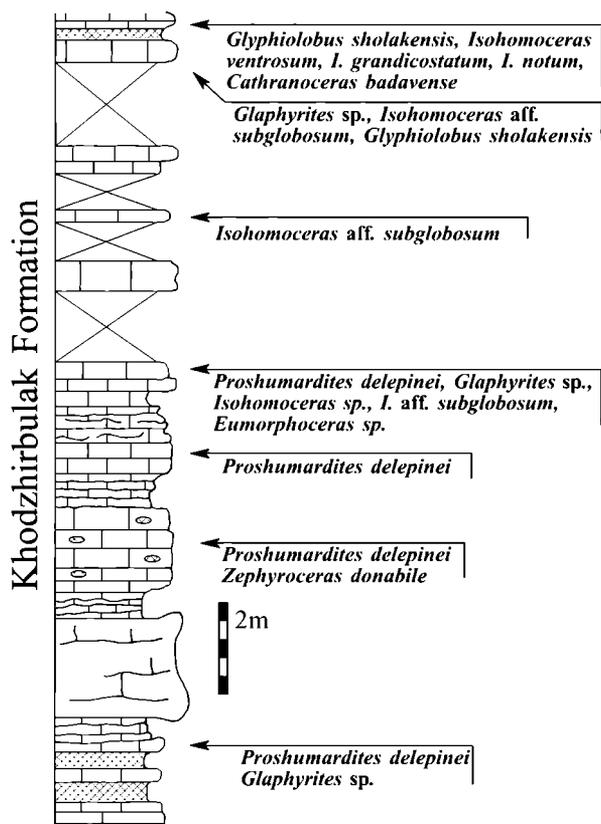


Fig. 15. Section on the left bank of the Aksu River, Southwest Gissar, Central Asia (after Nikolaeva, 1995).

2.3.7 Central Asia

In Central Asia, the presence of the *Homoceras-Hudsonoceras* Zone was indicated by Ruzhencev and Bogoslovskaya (1978), Pitinova (1988), and Nikolaeva (1994, 1995). The *Homoceras coronatum* Zone was not established in Central Asia, although its equivalents may occur in the section of the Uya River (Middle Tian-Shan) which contains *Isohomoceras praematurum* (Haug) (Pitinova, 1988), the species known from this zone in the South Urals. However, this specimen was neither described nor figured. The study of Pitinova's collection showed that this specimen is an adult shell with a narrow umbilicus, a rounded venter, and undulating growth lines. The suture was not observed. Hence, the assignment of this specimen to *I. praematurum* may be only tentative since diagnostic features in this homoceratid species were established based on juveniles. The precise position of this

find remains uncertain since the ammonoid-bearing horizon was never found afterwards in the Uya Section. The ammonoid occurrence in the Uya Section apparently was represented by an odd lens in a sequence of shallow-water brachiopod limestones.

Nikolaeva (1994, 1995) established a few ammonoid zones just above the Mid-Carboniferous boundary in several sections in the Aksu River (Southwest Gissar) and in the Peshkaut River (South Fergana) in deep-water facies containing only ammonoids and conodonts (Fig. 15). The Aksu sections contain a succession of two ammonoid zones. The lower zone contains *Isohomoceras aff. subglobosum*, *Eumorphoceras sp.*, *Proshumardites delepinei* Schindewolf and *Glaphyrites sp.* This association was assigned to the *Isohomoceras subglobosum* Zone. This assemblage also contains *Eumorphoceras* represented by the species similar to *Eumorphoceras beta* (Riley, 1987) and to *Eumorphoceras transuralense* (Ruzhencev et Bogoslovskaya, 1971), both described from the equivalents of the Serpukhovian E2 Zone (or *Fayettevillea-Delepinoceras* Genus Zone in the Urals). The *Isohomoceras ventrosum* Zone contains a much richer ammonoid assemblage including *Isohomoceras ventrosum* Nikolaeva, *Isohomoceras grandicostatum* Nikolaeva, and *Isohomoceras notum* Nikolaeva. The same beds yield *Glyphiolobus sholakensis* Ruzhencev et Bogoslovskaya and *Cathranoceras badavense* Nikolaeva. In the Aksu sections these two zones are separated by 7.6-14.5 m of rocks. The *Isohomoceras ventrosum* Zone was also recorded in South Fergana (Peshkaut Section) where in addition to *Isohomoceras ventrosum*, the assemblage contains *Subitoceras gratum* Nikolaeva and *Glyphiolobus sholakensis* Ruzhencev et Bogoslovskaya. We assume that because these assemblages do not contain *Homoceras* they may be earlier than the assemblage of the *Homoceras coronatum* Zone described from Sholak-Sai and recorded in the Bogdanovsky Section (both South Urals) or the *I. ventrosum* Zone may correspond with the lower part of the *H. coronatum* Zone. It is worth mentioning that the studied sections in Central Asia do not contain *Homoceras* in association with *Isohomoceras* (Nikolaeva, 1995, 1998).

Nikolaeva (1995) proposed to assign the beds with *Homoceras pamiricum* Ruzhencev et Bogoslovskaya, *Syngastrioceras dronovi*

Ruzhencev et Bogoslovskaya, *Physematites charis* Ruzhencev et Bogoslovskaya, and *Stenopronorites uralensis* (Karpinsky) that were assigned to the *Hudsonoceras proteus* Zone by Ruzhencev and Bogoslovskaya (1978) to the *Homoceras pamiricum* Zone. The exact stratigraphic position of this assemblage is uncertain. It does not contain *Hudsonoceras proteus*, and further investigations are needed to determine the precise age of *Homoceras pamiricum*. The presence of *Physematites charis* in the Khanaka River in the synchronous beds is worth mentioning since in the Urals this species occurs only in the *Homoceras coronatum* Zone. The same applies to *Glyphiolobus sholakensis*. Besides, the latter species is known from the *Isohomoceras ventrosum* Zone in Central Asia. The Khanaka assemblage may be the product of crude sampling or may come from a very condensed section.

2.3.8 South Urals

In the South Urals the equivalents of the *Homoceras* Zone are recognized as the *Homoceras-Hudsonoceras* Genus Zone. The best localities are the Sholak-Sai Section (Aktube Region, Kazakhstan), Bogdanovsky, Kugarchi, and Assel River sections (Bashkortostan), and the Shartym River Section (Chelyabinsk Region). The *Homoceras-Hudsonoceras* Genus Zone in the South Urals is subdivided into the *Homoceras coronatum* and *Hudsonoceras proteum* zones (Ruzhencev and Bogoslovskaya, 1978).

2.3.8.1 *Homoceras coronatum* Zone

This zone was recognized in the Sholak-Sai, Bogdanovsky, and Kugarchi sections. It was originally established at the Sholak-Sai Section where Bed 14 contains the association of *Homoceras coronatum coronatum* (Haug), *Homoceras coronatum nudum* (Haug), *Isohomoceras praematurum* (Haug), *Glyphiolobus sholakensis* Ruzhencev et Bogoslovskaya, *Physematites charis* Ruzh. et Bogosl., *Ramosites corpulentus* Ruzh. et Bogosl., *Homoceras alveatum* Ruzh. et Bogosl., and *Homoceras subalveatum* Ruzh. et Bogosl. (Ruzhencev and Bogoslovskaya, 1971, 1978) (Fig. 16). This is the most diverse ammonoid assemblage known from this level. It contains *Homoceras* in association with *Isohomoceras* which may indicate that the section is condensed. The

Taxa	Sample 4	Sample 5
	Nm ₂ a ₁	Nm ₂ a ₁
<i>Glyphiolobus sholakensis</i>		
<i>Physematites charis</i>		
<i>Subitoceras sholakense</i>		
<i>Ramosites corpulentus</i>		
<i>Isohomoceras praematurum</i>		
<i>Homoceras coronatum coronatum</i>		
<i>Homoceras coronatum nudum</i>		
<i>Homoceras ex gr. coronatum</i>		
<i>Homoceras alveatum</i>		
<i>Homoceras subalveatum</i>		
<i>Stenopronorites uralensis</i>		
<i>Proshumardites delepinei</i>		
<i>Glaphyrites uralensis</i>		
<i>Glaphyrites solidus</i>		
<i>Syngastrioceras</i> sp.		
<i>Stenoglaphyrites superincisus</i>		
<i>Ramosites ramosus</i>		
<i>Parahomoceras asperum</i>		

Fig. 16. Summary of Ruzhencev and Bogoslovskaya (1978) faunas from Sholak-Sai, South Urals.

assemblage is unique in that it includes adult and juvenile homoceratids, whereas most of the *Homoceras* Zone sections in the world contain only juveniles and subadults. However, it is likely that the lowermost beds of the *Homoceras* Zone are missing from this section, or represented by 75 m of barren limestone between Sample 3 (*Fayettevillea-Delepino-ceras* Genus Zone) and Sample 4 (Ruzhencev and Bogoslovskaya, 1978; Nikolayeva, 1994). The lowermost beds of the zone are apparently exposed in Bogdanovsky Section 4 which contains several ammonoid assemblages referred to the *Homoceras* Zone (Kulagina *et al.*, in press, Nikolaeva, 1999). Assemblage 1, the lowermost in the Bogdanovsky Section, (Sample P-7), contains *Ramosites corpulentus*, *Isohomoceras* sp., *Stenopronorites* sp. and *Fayettevillea* sp., whereas *Homoceras* was not recorded from this level (Fig. 17). The presence of *Fayettevillea* and the absence of *Homoceras* may indicate that this assemblage is earlier than the assemblage from Sholak-Sai. The succeeding Assemblage 2 (Sample P-10) contains *Homoceras coronatum*, *Isohomoceras bogdanovskense* Nikolaeva, *Epicanites* sp., *Stenoglaphyrites* sp., and *Fayettevillea* sp., the association that resembles that at Sholak-Sai (Sample 4). In 20-25 cm above the level of Sample 4 at Sholak-Sai there is a bed formed

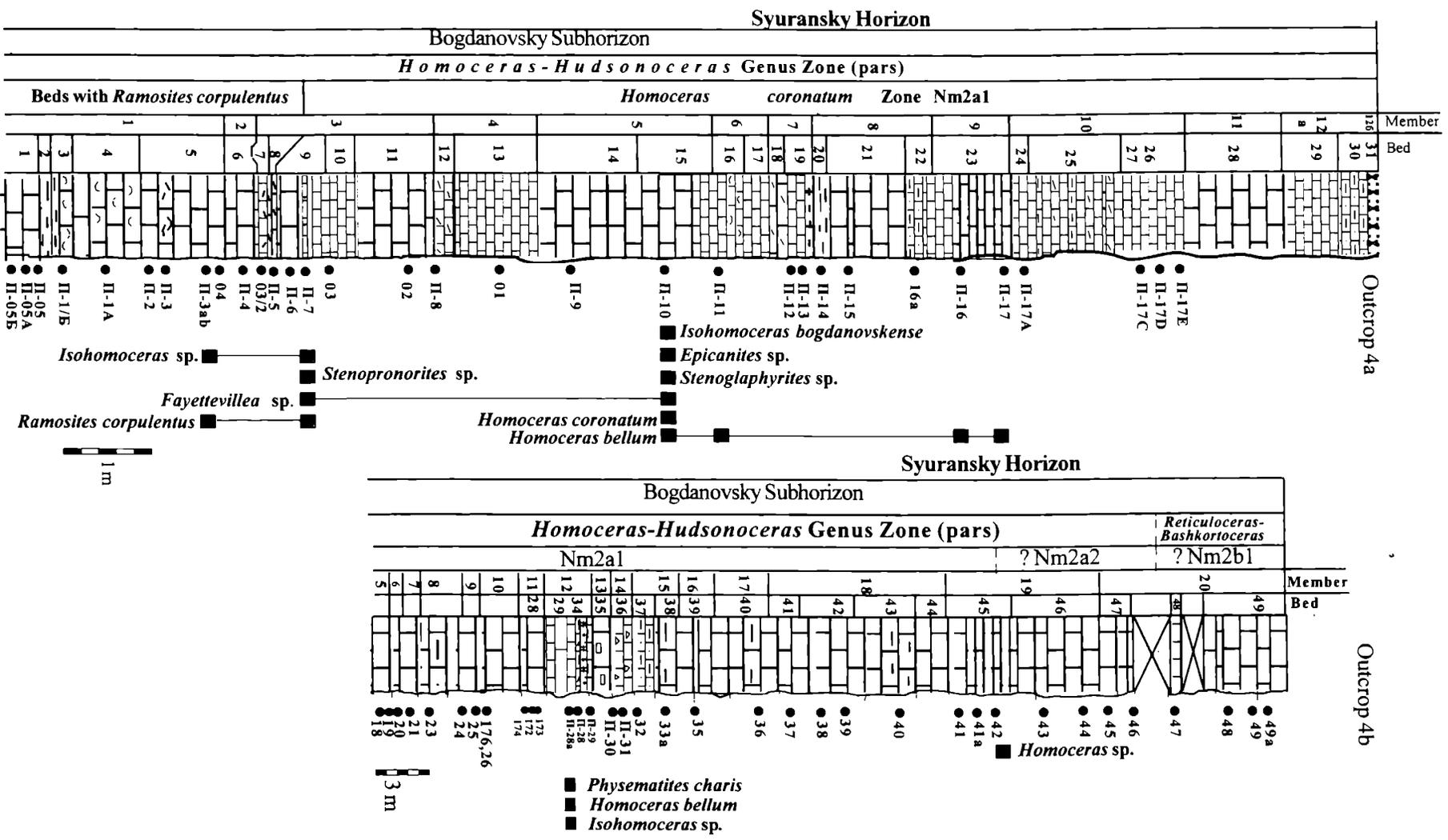


Fig. 17. Section of the type section of the Bogdanovsky horizon showing ammonoid occurrences (after Kulagina et al., in press).

Taxa	Sample 3 Nm _{2a2}
<i>Stenopronorites uralensis</i>	██████████
<i>Glyphiolobus sholakensis</i>	██████████
<i>Glaphyrites uralensis</i>	██████████
<i>Syngastrioceras</i> sp.	██████████
<i>Ramosites subtilis</i>	██████████
<i>Isohomoceras modestum</i>	██████████
<i>Homoceras</i> sp.	██████████

Fig. 18. Summary of Ruzhencev and Bogoslovskaya (1978) faunas from the Pismyanka River, South Urals.

Taxa	Sample 1 Nm _{2a1}
<i>Glyphiolobus</i> sp.	██████████
<i>Physematites charis</i>	██████████
<i>Ramosites subtilis</i>	██████████
<i>Isohomoceras praematurum</i>	██████████
<i>Homoceras coronatum coronatum</i>	██████████

Fig. 19. Summary of Ruzhencev and Bogoslovskaya (1978) faunas from the village of Kuzyanyak, Kuruil River, South Urals.

by limestone bullions containing *Stenopronorites uralensis* (Karp.), *Proshumardites delapineii* Schind., *Glaphyrites uralensis* Ruzh. et Bogosl., *Glaphyrites solidus* Ruzh. et Bogosl., *Stenoglyphyrites superincisus* Ruzh. et Bogosl., *Physematites charis* Ruzh. et Bogosl., *Ramosites ramosus* Ruzh. et Bogosl., and *Parahomoceras asperum* Ruzh. et Bogosl. This assemblage is considered to indicate the *Homoceras coronatum* Zone despite the fact that no *Homoceras* or *Isohomoceras* species were found at this level (Ruzhencev and Bogoslovskaya, 1978). The only homoceratid found at this level, *Parahomoceras asperum*, is a peculiar form with umbilical nodes. It may be of the same age as Assemblage 3 (Sample P-16) containing *Homoceras bellum* Nikolaeva at the Bogdanovsky Section, and Assemblage 4 (Sample P-28) containing *Physematites charis* and *Isohomoceras* sp.

Thus, the new finds in the South Urals indicate that the lowermost beds of the *Homoceras* Zone in the South Urals contain *Isohomoceras* (without *Homoceras*). Supposedly, these beds may be recognized as a separate zone, lying below the *Homoceras coronatum* Zone and equivalent to the *Isohomoceras subglobosum* Zone of Western Europe.

2.3.8.2 *Hudsonoceras proteus* Zone

There are several occurrences of this zone, including those in the Pismyanka River (Sample 3) (Fig. 18), village of Kuzyanyak, the Kuruil River (Sample 2) (Fig. 19), Assel River (Sample 1) (Fig. 20), and in the Shartym River (Sample 1) (Fig. 21). In addition, the species of the genus *Homoceras* with a fine ornament similar to that of *Homoceras undulatum* was found in the upper part of the Bogdanovsky

Section on the left bank of the Bolshaya Suren River. This section apparently displays the transition from the *Homoceras coronatum* Zone to the *Hudsonoceras proteus* Zone. Unfortunately this boundary seems to be located in the beds of micritic limestone with a very poor faunal content. The rich locality on the right bank of the Pismyanka River contains *Stenopronorites uralensis* (Karp.), *Glyphiolobus sholakensis* Ruzhencev et Bogoslovskaya, *Syngastrioceras* sp., *Glaphyrites uralensis* Ruzhencev et Bogoslovskaya, *Ramosites subtilis* Ruzhencev et Bogoslovskaya, *Isohomoceras modestum* Ruzhencev et Bogoslovskaya, and *Homoceras* sp. In addition to these species the locality at the Assel River contains *Hudsonoceras proteus* (Brown), *Homoceras haugi haugi* Ruzhencev et Bogoslovskaya and *Homoceras haugi astrictum* Ruzhencev et Bogoslovskaya. Generally the occurrences of the zonal name-bearer are very rare, and the conclusions of the age are made based on the synchronous *Homoceras* species. However, there is no evidence of the succession of the *Homoceras* species in the Urals that would be similar to the succession of *Homoceras smithi* — *Homoceras undulatum* — *Homoceras eostriolatum* in Britain, invariably because the material on the stratigraphic distribution of the species is limited.

2.3.9 Donets Basin

In the Donets Basin the rare *Homoceras* sp. shells are recorded from the limestone bed D₅¹⁰ in the Bezymyannaya Ravine (Skipp *et al.*, 1989; Nemirovskaya *et al.*, 1990). This species possesses a coarse ornament and indicates a level considerably younger than the *Isohomoceras subglobosum* Zone of Western Europe.

Taxa	Sample 1 Nm ₂ a ₂
<i>Stenopronorites uralensis</i>	██████████
<i>Glyphiobolus</i> aff. <i>sholakensis</i>	██████████
<i>Hudsonoceras proteus</i>	██████████
<i>Proshumardites delepinei</i>	██████████
<i>Homoceras haugi haugi</i>	██████████
<i>Homoceras haugi astrictum</i>	██████████
<i>Homoceras asselicum</i>	██████████

Fig. 20. Summary of Ruzhencev and Bogoslovskaya (1978) faunas from the Assel River, South Urals.

Taxa	Sample 1 Nm ₂ a ₂
<i>Stenopronorites uralensis</i>	██████████
<i>Glyphiobolus</i> aff. <i>sholakensis</i>	██████████
<i>Hudsonoceras proteus</i>	██████████
<i>Proshumardites delepinei</i>	██████████
<i>Homoceras haugi haugi</i>	██████████
<i>Homoceras haugi astrictum</i>	██████████
<i>Homoceras asselicum</i>	██████████

Fig. 21. Summary of Ruzhencev and Bogoslovskaya (1978) faunas from the Shartym River, South Urals.

2.3.10 Holland

Hodson (1959, p. 143) mentioned the occurrence of *Isohomoceras subglobosum* and *Homoceratoides prereticulatus* in the Gulpen Borehole and specified that the precise stratigraphic position of the faunal beds containing these ammonites is uncertain.

2.4 Global marker horizons in the *Homoceras* Zone

(1) The above description shows that the *Homoceras* Zone has a well defined lower boundary at the base of the *Isohomoceras subglobosum* Zone recognized in most sections of this age. This level is defined by the first appearance of *Isohomoceras subglobosum*. This species seems to have a very wide geographic range since it was recognized in North America, Western and Eastern Europe, and probably Central Asia.

(2) In many successions the levels containing *Homoceras* are preceded by the beds with *Isohomoceras*, although in some places these two genera were recovered from the same beds. The co-occurrence of these two genera in the lowermost horizons of the *Homoceras* Zone in some cases was reported from the condensed sequences.

The appearance of true *Homoceras* in most sections of this age is a well recognizable marker horizon that may be used for correlations. At present this level may be drawn in Western Europe excluding some condensed sequences in Ireland, in Central Asia, Poland, and in the Urals.

(3) The Chokierian/Alportian boundary is well recognized only in Europe. In most other regions the faunas of the H1 and H2 zones do not occur within the same sections. Moreover, in some regions the age of the H2 faunas should be re-examined since the distinct species *Hudsonoceras proteus* occurs rarely, and the age has to be determined using the succession of the *Homoceras* species. The European species *Homoceras smithi* that co-occurs with *H. proteus* may be of the same age as *Homoceras haugi* in the South Urals and as a new *Homoceras* species (with a coarse ornament) from Nevada.

(4) Within the Alportian the level with *Homoceras* species with fine lamellae (similar to those in *Homoceras undulatum*) may be considered as a possible global marker. So far this level was traced in Britain and the South Urals.

REFERENCES

- Bayer, U. and McGhee, G. 1986. Cyclic patterns in the Paleozoic and Mesozoic: Implications for timescale calibrations, *Paleoceanography* 1: 383-402.
- Benton, M.J. and Storrs, G.W. 1994. Testing the quality of the fossil record: Paleontological knowledge is improving. *Geology* 22: 111-114.
- Bisat, W.S. 1924. The Carboniferous Goniatices of the North of England and their zones, *Proc. Geol. Soc.* 20: 40-124.
- Bisat, W.S. 1928. The Carboniferous goniatices zones of England and their continental equivalents, *Compte Rendu Congr. Stratigr. Carb. Heerlen 1927*: 117-133.
- Bisat, W.S. and Hudson, R.G.S. 1943. The lower *Reticuloceras* (R.) goniatices succession in the Namurian of the North of England, *Proc. Geol. Soc.*, 24 (6): 383-440.
- Bojkowski, K. 1966. Charakterystyka faunistyczna osadów karbonu lubelskiego, *Prace Inst. Geol.* 44: 55-82.
- Bouckaert, J. 1959. Nouvelle recoupe du terrain houiller à Jambes, *Bull. Soc. Géol. belg. Géol. Paléontol. Hydrol.* 48(2): 311-317.
- Bouckaert, J. 1960. Stratigraphie und paléontologie de la super-zone R1 dans les vallées de la Berwinne et de la Geule, *Mém. Inst. géol. Univ. Louvain* 21: 2-92.
- Bouckaert, J. 1961. Les goniatices du Carbonifère belge, *Docum. Étude Paléontol. Terrain Houillier*: 1-9, pl. 1-27.
- Bouckaert, J., Delmer, A., Overlau, P. 1961. Stratigraphie du Viséen Moyen et Supérieur et du Namurien Inférieur dans la région de Bascles-Blaton (tranchée du Mont des Grossilliers), *Mém. Inst. Géol. Louvain*. 22: 239-255.
- Bouckaert, J. and Owodenko, B. 1965. Namurian Goniatices succession in the Coalfield of Djerada (Eastern Morocco), *Bull. Soc. belg. Géol. Paléontol. Hydrol.* 73: 454-463.
- Brenckle P.L. Baesemann J. F., Lane H.R. *et al.* 1997. Arrow Canyon, the Mid-Carboniferous boundary Stratotype, in Brenckle P.L. and Rage W.R. *Guidebook: Arrow Canyon Range, Nevada*. Cushman Foundation for Foraminiferal Research, Special Publication 36 Supplement: 13- 32.
- Delépine, G. 1941. Les goniatices du Carbonifère du Maroc et des confins Algéro-Marocains du Sud (Dinantien-Westphalien). *Protect. État. Franc. Maroc. Direct. gen. trav. publics, Div. Mines et Géol., notes et mém.*, v.56: 1-111.
- Demant, F. 1941. Faune et stratigraphie de ' etage namurien de la Belgique, *Mém. Mus. Roy. Hist. Nat. Belgique* 97: 1-327.
- Dickins, J.M. 1996. Problems of a Late Palaeozoic glaciation in Australia and subsequent climate in the Permian, *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 125: 185-197.
- Glasby, G.P. and Kundendorf, H. 1996. Multiple factors in the origin of the Cretaceous/Tertiary boundary: the role of environmental stress and Deccan Trap volcanism, *Geologische Rundschau* 85: 191-210.
- Hallam, A. 1992. *Phanerozoic Sea-Level Changes*. New York: Columbia University Press, 266 pp.
- Haug, E. 1898. 'Études sur les goniatices, *Mém. Soc. Géol. France* 18: 1-112.
- Harland, W.B., Armstrong, R.L., Cox, A.V. *et al.* 1990. *A geologic time scale 1989*. N.Y.: Cambridge University Press, 265 p.
- Hodson, F. 1954. The beds above the Carboniferous limestone in the North-West county Clare, Eire, *Quarter. J. Geol. Soc. London* 109: 259-283.
- Hodson, F. 1957. Marker horizons in the Namurian of Britain, Ireland, Belgium and Western Germany, *Publ. Ass. Étud. Paléontol.* 24: 1-26.
- Hodson, F. 1959. The Palaeontology of *Homoceras* Times in Western Europe. *Bull. Soc. belge Géol. Paléontol., Hydrol.* 98 (19): 134-150.
- Hodson, F. and Leckwijck, W. van. 1958. A Namurian Marker-Horizon, near Aachen, Western Germany, *Publ. Assoc. Étud. Paléontol.* 35: 1-13.
- House, M.R. 1985. The ammonoid time-scale and ammonoid evolution. The chronology of the geological record. *The Geol. Soc. Mem.* 10. Oxford: Blackwell Sci. Publ.: 273-283.
- House, M.R. 1989. Ammonoid extinction events. *Phil. Trans. Roy. Soc. London*. V. 325 (1228): 307-326.
- Hudson, R.G.S and Cotton, G. 1943. The Namurian of Alport Dale, Derbyshire, *Proc. Yorkshire Geol. Soc.* 25: 142-173.
- Jones, P.J. 1995. Timescales 5. Carboniferous. *Australian Phanerozoic Timescales. Biostratigraphic charts and explanatory notes, second series, AGSO Record 1995/34*, Canberra.
- Korejwo, K. 1969. Stratigraphy and palaeogeography of the Namurian in the Polish Lowland, *Acta Geol. Polon.* 19 (4): 609-709.
- Kulagina, E.I., Pazukhin, V.N., Nikolaeva, S.V. and Kochetova, N.N. Zonal subdivision of the Syuransky Horizon (Bashkirian Stage, South Urals) based on ammonoids, conodonts, foraminifers, *Stratigr. Geol. Korrel.* (in press) (in Russian).
- Kullmann, J. 1994. Diversity fluctuations in ammonoid evolution from Devonian to mid-Carboniferous, *Courier Forschungsinstitut Senckenberg* 169: 137-141.
- Kullmann, J., Korn, D. and Petersen, M.S. (1998). GONIAT Database System, version 2.80, Tübingen, In: INTERNET: <http://www.uni-tuebingen.de/uni/e16/staff/gpi/goniaten/html>.
- Leggewie, W. and Schonefeld, W. 1957. Fauna und Flora aus dem Ziegeleisenbruch Uhlenbruch in Wuppertal-Nächstebreck, *Neues Jb. Miner., Geol. Paläontol., Abh.* 105: 231-238.
- Manger, W.L., Weyant, M., and Pareyn, C. 1985. Mid-Carboniferous ammonoid biostratigraphy, Bechar Basin, Algeria, *Cour. Forsch.-Inst. Senckenberg* 74:181-196.
- Maynard, J.R. and Leeder, M.R. 1992. On the periodicity and magnitude of Late Carboniferous glacio-eustatic sea-level changes, *J. Geol. Soc. London* 149: 303-311.
- McCaleb, J.A., Quinn, J.H. and Furnish, W.M. 1964. The ammonoid family Girtyoceratidae in the Southern Midcontinent, Oklahoma geological Survey Circular 67: 1-41.

- Menning, M., Amerom, H.W.J. van, Drozdzewski, G. and Weyer, D. 1996. Integrative Kalibrierung der mittel- und westeuropäischen Karbon-Zeitskala, Exkursionsführer und Veröffentlichung der Gesellschaft der Geowissenschaften (GGW) 197: 59-61.
- Nemirovskaya, T.I., Poletaev, V.I. and Vdovenko, M.V. 1990. The Kalmius Section, Donbass, Ukraine, USSR: a Soviet Proposal for the Mid-Carboniferous boundary stratotype, *Cour. Forsch.-Inst. Senckenberg* 130: 247-272.
- Nikolaeva, S.V. 1994. Serpukhovskie i bashkirskie ammonoidei Srednei Azii (Serpukhovian and Bashkirian ammonoids of Central Asia). *Trudy Paleontol. Inst. Akad. Nauk SSSR*, 259: 1-143 (in Russian).
- Nikolaeva, S.V. 1995. Ammonoids from late Lower and early Upper Carboniferous of Central Asia, *Cour. Forsch.-Inst. Senckenberg* 179: 1-107.
- Nikolaeva, S.V. 1999. Ammonoids from the Bogdanovsky Horizon (Middle Carboniferous of the South Urals, *Paleontol. Zh.* (1): 12-19 (in Russian).
- Nikolaeva, S.V. and Kullmann, J. 1998. A review of Middle Namurian ammonoid biostratigraphy, *Newslett. Stratigr.* 36: 117-144.
- Nikolaeva, S.V. and Nigmadganov, I.M. 1992. Mid-Carboniferous boundary beds in the South Tian-Shan, *Izv. Akad. Nauk SSSR, ser. geol.* (2): 97-104. (in Russian).
- Nikolayeva, S.V. 1994. Ammonoid biostratigraphy for the proposed Mid-Carboniferous Boundary Stratotype, Aksu River, South Tien-Shan, Central Asia // *Ann. Soc. géol. Belgique* 116: 265-273.
- Pareyn, C., Saunders, W.B., Manger, W.L. and Lemosquet, Y. 1984. The middle Carboniferous Ammonoid Succession of the Bechar Basin and Adjacent Areas. *Sud-Oranais, Algeria*, in P.K. Sutherland and W.L. Manger (eds.). *Biostratigraphy, Compte Rendu Neu. Congr. Intern. Stratigr. Géol. Carbonifère* 2: 437-442.
- Patteisky, K. 1959. Die Goniatiten im Namur des Niederrheinischen-Westfälischen Karbongebietes, *Mittel. Westfäl. Berggewerksch.* 14:1-66.
- Pitnova, A.S. 1988. Namurian ammonoids of the Middle Tian-Shan, *Paleontol. Zh.* (4): 40-47.
- Ramsbottom, W.H.C. 1969. The Namurian of Britain. *C.R. 6th Congr. Intern. Stratigr. Geol. Carbonifere*, Sheffield 1967. 1:219-232.
- Ramsbottom, W.H.C. and Saunders, W.B. 1985. Evolution and evolutionary biostratigraphy of Carboniferous ammonoids. *Journal of Paleontology* 59: 123-139.
- Reyno, M.E. and Ruddiman, W.F. 1992. Tectonic forcing of late Cenozoic climate, *Nature* 359, № 6391: 117-122.
- Riley, N. 1987. Type ammonoids from the Mid-Carboniferous boundary interval in Britain, *Cour. Forsch.-Inst. Senckenberg* 98: 25-37.
- Riley, N.J. 1990. Stratigraphy of the Worston Shale Group (Dinantian), Craven Basin, north-west England, *Proc. Yorkshire geol. Soc.* 48(2): 163-187.
- Riley, N.J., Claoué-Long, J., Higgins, A.C., Owens, B., *et al.* 1994. Geochronometry and geochemistry of the European Mid-Carboniferous Boundary global stratotype proposal, Stonehead Beck, North Yorkshire, UK., *Ann. Soc. géol. Belgique* 116: 275-289.
- Riley, N., Varker, W.J., Owens, B. *et al.* 1987. Stonehead beck, Cowling, North Yorkshire, England: a British proposal for the Mid-Carboniferous boundary stratotype, *Cour. Forsch.-Inst. Senckenberg* 98: 159-177.
- Roberts, J., Claoué-Long, J.C., Jones, P.J. and Foster, C.B. 1995. SHRIMP zircon age control of Gondwanan sequences in Late Carboniferous and Early Permian Australia, in: R.E. Dunay and E.A. Hailwood (eds), *Geological Society Special Publication* 89: 145-174.
- Rödder, G. 1997. Stellt die Ausstrichfläche der Sedimentgesteine ein brauchbares Maß für die Intensität ihrer paläontologischen Beprobung dar? *Coral Research Bulletin*, 5: 339-349.
- Ruzhencev, V.E. 1960. Printsipy sistemiki, sistema i filogeniya paleozoiskikh ammonoidei (Principles of the systematics, system and phylogeny of Palaeozoic ammonoids), *Trudy Paleont. Inst. Akad. Nauk SSSR*, 83: 1-331 (in Russian).
- Ruzhencev, V.E. and Bogoslovskaya, M.F. 1971. Namyurskii etap v evolyutsii ammonoidei. Rannenamyurskie ammonoidei (Namurian time in ammonoid evolution. Early Namurian ammonoids). *Trudy Paleontol. Inst. Akad. Nauk SSSR*, 133: 1-382 (in Russian).
- Ruzhencev, V.E. and Bogoslovskaya, M.F. 1978. Namyurskii etap v evolyutsii ammonoidei. Pozdnenamyurskie ammonoidei (Namurian time in ammonoid evolution. Late Namurian ammonoids). *Trudy Paleontol. Inst. Akad. Nauk SSSR*, 167: 1-338 (in Russian).
- Sandberg, C.A., Zigler, W. 1996. Devonian conodont biochronology un geologic time calibration. *Senck. Iethaea* 76:259-265.
- Saunders, W.B. 1973. Upper Mississippian ammonoids from Arkansas and Oklahoma, *Geological Society of America, Special Pap.* 145: 1-110.
- Saunders, W.B. and Ramsbottom, W.H.C. 1986. The mid-Carboniferous eustatic event, *Geology* 14: 209-212.
- Skipp, B.A., Brenckle, L., Poletaev, V. *et al.* 1989. The continuing international search for a Mid-Carboniferous boundary stratotype-Donets Basin, USSR, 1988, *Episodes*, 12(3):179-183.
- Titus, A.L., Webster, G.D., Manger, W.L. and Dewey, C.P. 1997. Biostratigraphic analysis of the Mid-Carboniferous boundary at the South Syncline Ridge, Nevada Test Site, Nevada, United States, *Proceedings 13th International Congress on Carboniferous and Permian, Prace Panstw.Inst.geol.*, 157: 207-212.
- Tucker, R.D., Bradley, D.C., Ver Straeten, C.A. *et al.* 1998. New U-Pb zircon ages and the duration and division of Devonian time, *Earth and Planetary Science Letters* 158: 175-186.
- Westrop, S.R. and Adrain, J.M. 1998. Trilobite alpha diversity and the reorganization of Ordovician benthic marine communities. *Paleobiology*, 24: 1-16.
- Zinsmeister, W.J. 1998. Discovery of fish mortality horizon at the K-T Boundary on Seymour Island: Re-evaluation of events at the end of the Cretaceous, *Journal of Paleontology*. 72: 556-571.

MULTI-EPISODAL EXTINCTION AND ECOLOGICAL DIFFERENTIATION OF PERMIAN AMMONOIDS

Zuren Zhou¹, Brian F. Glenister², W. M. Furnish² and Claude Spinosa³

¹Nanjing Institute of Geology and Paleontology, Academia Sinica, Nanjing 210008, PR China.

²Department of Geology, The University of Iowa, Iowa City, IA 52242, USA.

³Department of Geosciences, Boise State University, Boise, ID 83725, USA.

Многократные эпизоды вымирания и экологическая дифференциация пермских аммоноидей

З.Чжоу, Б.Ф.Гленистер, У.М.Ферниш, К.Спиноза

В результате таксономической и хронологической ревизии пермских аммоноидей выявлен многократный характер их вымирания. Эпизоды этого вымирания были связаны с экологической дифференциацией, которая контролировалась эвстатическими циклами 3-го порядка. Вопреки утверждению ряда современных исследователей, вымирание аммоноидей в конце капитана (маокоу) имело региональный характер и не сопоставимо по своему масштабу с массовым вымиранием в конце чансина.

Abstract. Taxonomic revision in relation to occurrence ranges within international subdivisions for the Permian System enables recognition of multi-episodal extinction patterns for ammonoid cephalopods. These can be related to the overall transgressive/regressive eustasy curves of the second order Transpecos Supercycle and to its component third-order cycles. Transgressions that followed successive regressions spread restricted epicontinental seas, and resulted in diversification of short-ranged endemic ammonoid genera. Contrary to recent assertions, the extinction event at the end of the upper Guadalupian (Maokouan) Capitanian Stage was comparable to those that characterize other Permian stages, and not to the mass extinction that terminated the uppermost Permian Changhsingian Stage and coincident Paleozoic Erathem.

Patterns of biotic extinction remain a favored topic for discussion amongst paleobiologists. Several recent papers have dealt with the so-called «two phases of mass extinction» or «double mass extinction» claimed to characterize the end of the Middle Permian Guadalupian Series and of the Upper Permian Lopingian Series and coincident Erathem boundary (Stanley and Yang, X. N., 1994; Jin, Zhang and Shang, 1994, 1995). Although F.Q. Yang (1991) did not refer specifically to these «two phases», she emphasized that there were two events in ammonoid distribution, i.e. the «event at the end of Maokouan» and the «event at the end of Changhsingian». Representing one of the most useful groups for study of Permian biostratigraphy, ammonoid ranges

have been emphasized by researchers. In fact, the ammonoid data provided by F. Q. Yang were cited by Jin and others (1994, 1995) as important evidence for «the mass extinction at the end of the Guadalupian or the Pre-Lopingian Series».

F.Q. Yang tabulated the geological range of all Middle Permian to Early Triassic ammonoid genera and families found in South China, suggesting that 11 of the 16 families present disappeared at the end of the Maokouan Stage to provide an extinction rate of 69%. Of the 37 genera recognized, 35 were claimed to have disappeared, an extinction rate of 95%. These data are fundamentally different from those we have derived from a global analysis, even after disparities in taxonomic treatment are taken

into consideration. According to our latest analysis, prepared for the Paleozoic Ammonoidea revision volume of the Treatise on Invertebrate Paleontology (Glenister, Furnish and Zhou, ms), only one family, the rare and incompletely known *Mongoloceratidae*, disappeared at the end of the Maokouan (or corresponding Guadalupian); timing of extinction of even this family is still dependent on demonstration that the component genus *Angrenoceras* (from the Langcuo Formation, Angren District, Xizang; associated with advanced *Timorites* species that may extend into the Wuchiapingian) is of Maokouan age. None of the eleven families listed by F. Q. Yang as becoming extinct is both valid and actually disappeared globally at the end of the Maokouan. Five families in her list (*Medlicottiidae*, *Adrianitidae*, *Popanoceratidae*, *Pronoritidae* and *Vidrioceratidae*) actually extend into the succeeding Wuchiapingian Stage. Three of the remaining six families (*Lanceoloboceratidae*, *Aulagastrioceratidae*, *Pericycloceratidae*) are considered invalid, and extinctions of the remainder (*Metalegoceratidae*, *Paraceltitidae* and *Agathiceratidae*) do not correspond precisely to the end of the Maokouan. As an example of the latter, agathiceratids are abundant world-wide through the middle Guadalupian Wordian Stage, but are unknown in the upper Guadalupian Capitanian Stage.

Considering South China only, the end-Maokouan extinction rate of ammonoid families is 50% (5/10) compared with 8% (1/12) world-wide. We suggest that this apparent inflation of the extinction rate represents mostly an artifact of sampling. Ammonoid collections from South China are primarily from areas where access is easy, whereas more remote locations are sampled far less. Families such as the *Medlicottiidae*, *Adrianitidae*, *Popanoceratidae*, *Pronoritidae* and *Vidrioceratidae* that were considered by F. Q. Yang to have disappeared at the end of the Maokouan in South China belong to the «Open-Sea Ecological Pattern» (Zhou, 1986); they are mainly distributed in the active fold belt around the central massif, where access is relatively difficult. We contend that a more thorough investigation of these structurally complex areas will probably result in discovery of these families in post-Maokouan strata. In fact, the first three families were found already in 1996, by Zuren Zhou and others, in the Lopingian upper Shaiwa Formation of southwest Guizhou.

According to F. Q. Yang, 35 of the 37 ammonoid genera present in the Maokouan of South China became extinct at the end of that interval, giving an extinction rate of 95%. This local rate is relatively close to the global extinction rate of 78%, although absolute numbers are strikingly different: 64 of the 82 genera known from the entire Guadalupian/Maokouan interval became extinct world-wide. However, if the interval is limited to the upper Maokouan Capitanian Stage, 14 of the 32 genera present became extinct globally, representing an extinction rate of only 44%. Obviously it is improper to base a figure of global mass extinction on the extinction rate of families and genera from South China alone, just as it is incorrect to base the extinction rate at the end of the Capitanian on the total number of taxa within the entire Maokouan interval, including Roadian, Wordian and Capitanian stages. The concept of mass extinction must be based on the global change of taxa over limited intervals of time. However, it should be noted that duration of individual standard subdivisions of Permian time are still uncertain, as only some half dozen absolute ages are available for the entire system (Jin et al., 1997).

In order to understand patterns and mechanisms of extinction in Permian ammonoids, it is necessary to use the best available data and a refined global time scale. When this is done, our analysis suggests that there was no mass extinction of ammonoids at the end of the upper Maokouan Capitanian Stage, but rather just another of the series of episodic regional extinctions that occur throughout the Permian, each quite different to that at the end of the System.

EXTINCTION CATEGORIES

Mass extinction is only one of many extinction patterns. According to Sepkoski (1986), it must be characterized by substantial magnitude, global extent, involvement of almost all fossil groups, and very short duration. That is, it should have a distinctive peak of extinction along the time axis. Even with a fast and episodic pattern, a regionally restricted event should not be considered as mass extinction. Essential features of background, mass, regional and taxon extinctions were summarized by Donovan (1989) as follows:

	<i>Background</i>	<i>Mass</i>	<i>Regional</i>	<i>Taxon</i>
1. Occurrence	Continuous	Episodic	Episodic	Episodic
2. Rate	Gradual	Fast	Fast	Fast
3. Effect	Local	Global	Broad area	Global
4. Species affected	Few	Numerous	Many	Single taxon

The end-Maokouan event exhibits obvious regional characteristics, and a relatively low extinction rate for ammonoids. It therefore does not compare closely with the mass extinction occurring at the end of the Changhsingian.

EXTINCTION PATTERNS OF PERMIAN AMMONOIDS

Recognition of extinction patterns in Permian ammonoids requires reliable mondial correlation of occurrences. In our Treatise time scale (Jin et al., 1997), three series are recognized, beginning with the Lower Permian Cisuralian Series, comprising in ascending order the Asselian, Sakmarian, Artinskian and Kungurian stages (Fig. 1). The following Middle Permian Guadalupian Series consists of the Roadian, Wordian and Capitanian stages, and is the close equivalent of the traditional Maokouan Stage of South China. Finally, the Upper Permian Lopingian Series comprises the Wuchiapingian and terminal Permian Changhsingian Stage.

Occurrence data for all known Permian ammonoid genera are listed and tabulated herein (Appendix 1 and Appendix 2). The 195 genera, representing 31 families, are those we recognize in the Treatise revision manuscript. They are recorded collectively at the stage level for our 9 subdivisions of the Permian System. Consequently, the stepped pattern of originations and extinctions to some extent reflects stage boundaries rather than strictly isochronous changes in distribution. These data are summarized in Figure 1, where black blocks portray the ranges of genera, and the width of each is proportional to the number of genera represented. The hachured portion of the figure corresponds to the Chinese traditional Maokouan Stage (Guadalupian), now subdivided into the component Roadian, Wordian and Capitanian stages. At the top, the number of

genera becoming extinct in each stage, divided by total number present, is expressed as a percentage extinction rate.

The following basic characteristics of Permian ammonoid extinctions can be recognized:

1. Extinctions were probably episodic, although this appearance of periodicity is enhanced by our practical necessity of recording ranges at the stage level. However, note that selection and definition of stage boundaries have been influenced by consideration of sedimentary cycles (Fig. 2).

2. Rates of extinction increased spectacularly throughout the Permian System, from 25% in the Asselian via 24% in the Artinskian to 97% in the Changhsingian.

3. There is no global peak at the end of the Capitanian in either the number of genera becoming extinct or in the extinction percentage. In fact, rates are higher in the preceding Wordian (56%), and markedly so in the succeeding Wuchiapingian Stage (87%).

4. Genera that disappeared within each stage can be grouped into two categories. Those with relatively short ranges (no greater than one stage) are arranged on the right side of the stage-level distribution plots (Fig. 1), whereas others with ranges of two stages or more are plotted to the left. It appears that endemic ammonoids from the "Restricted-Sea" environments with more bizarre and diverse morphologies characterize the former, whereas the pandemic "Open-Sea" forms with standardized morphologies are typical of the latter (Zhou, 1986).

5. Episodes of Permian ammonoid extinction appear to coincide with regressions of the third-order eustatic cycles (Ross and Ross, 1994). Carboniferous/Permian boundary originations and Permian/Triassic extinctions relate in a general way to the second order Permian (Transpecos) Supercycle (Fig. 2).

6. Throughout the Permian, short-ranging ammonoid genera of the restricted

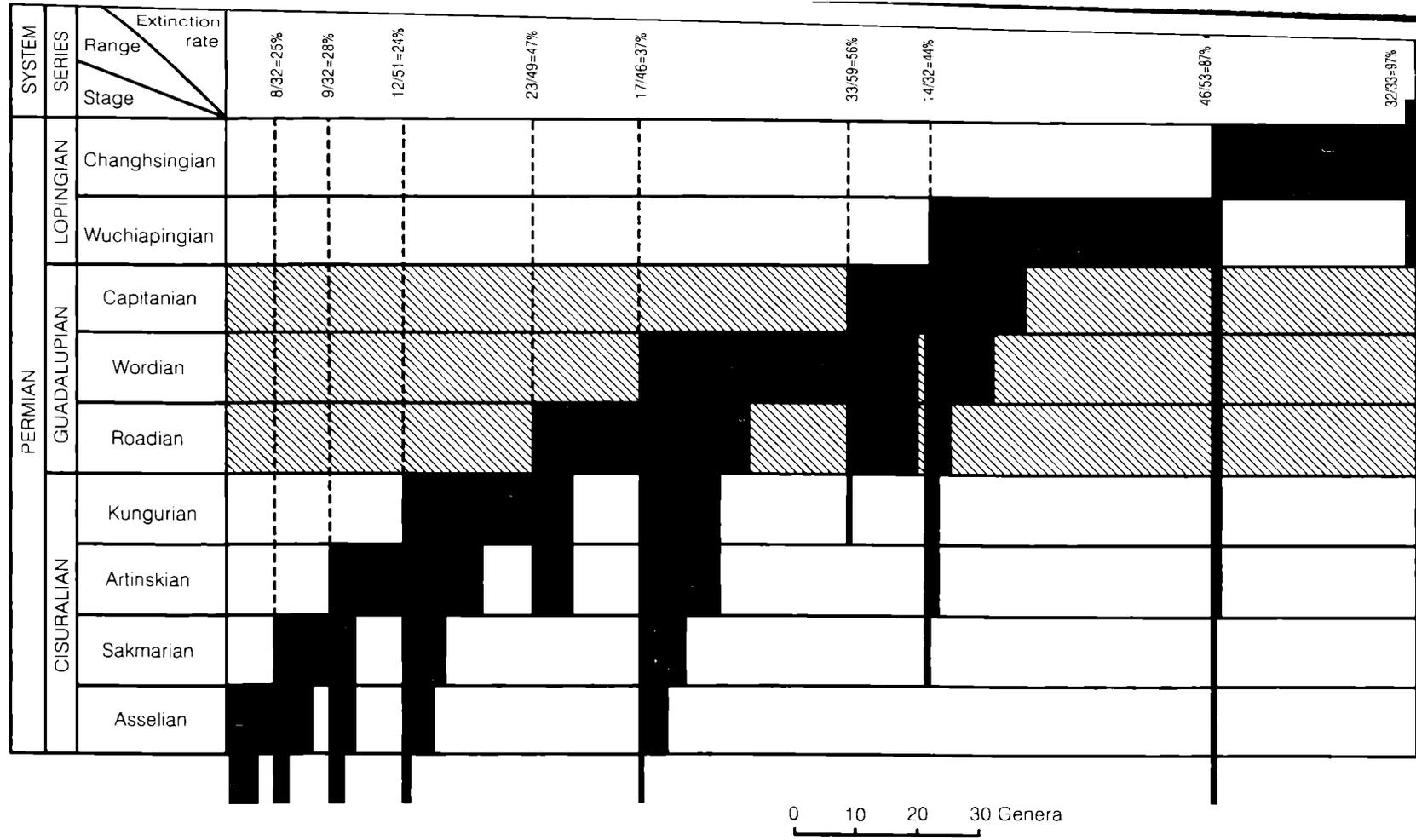


Figure 1. Geological range and extinction rate of the Permian ammonoid genera [Black blocks portray the ranges of genera and the width of each is proportional to the number of genera represented; hatched portion corresponds to the Chinese traditional Maokouan Stage (Guadalupian)].

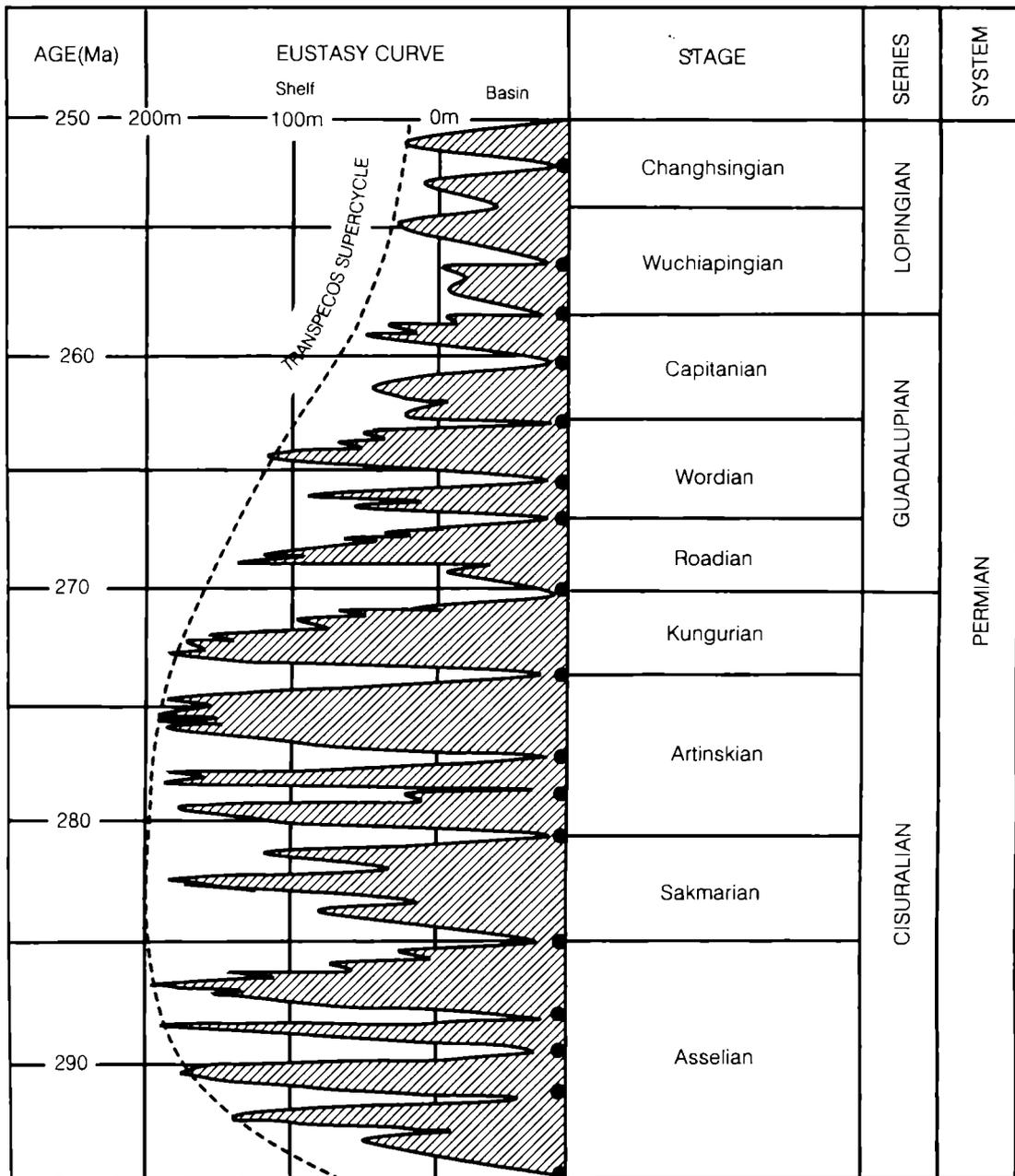
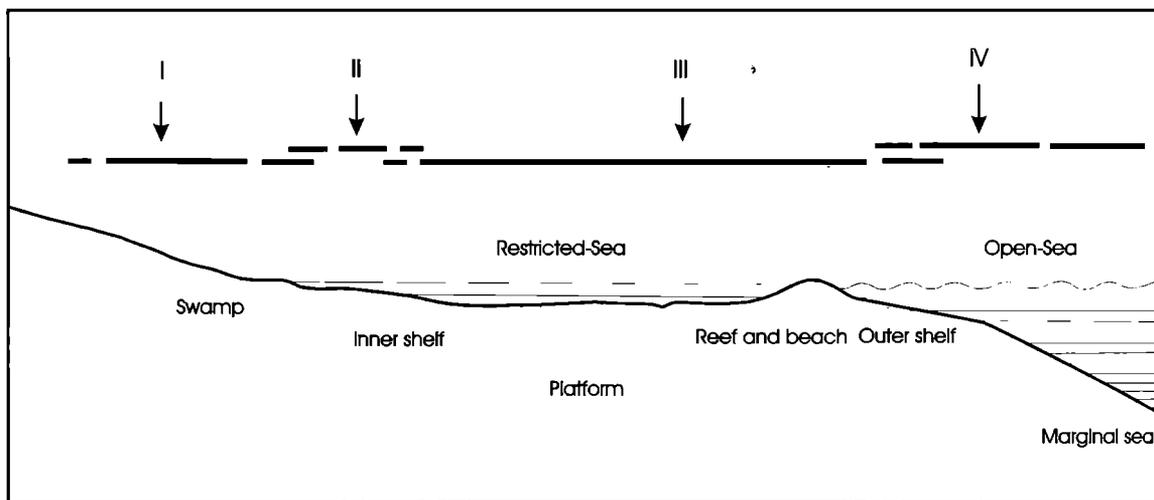


Figure 2. Eustasy curves related to international standard subdivisions of the Permian System [Overall regression that characterizes the upper part of the Transpecos Supercycle broadened the Restricted-Seas and resulted in increase in the number of short ranging endemic ammonoid genera. Black dots correspond to major low stands of sea level. Hachured portion reflects the episodal transgressions/regressions (After Ross and Ross, 1994)].

ecologic domain generally increased in numbers, whereas long-ranging genera of the open sea environment decreased. This pattern was probably controlled by the second order Transpecos Supercycle.

7. Local patterns of extinction for ammonoids may be anomalous, especially in the

Middle and Upper Permian, because many of the genera that became extinct within this interval were from restricted epicontinental seas. By contrast, globally distributed ammonoid genera that lived in basinal and marginal seas were provided with "sanctuaries" during more than a single stage.



I. Continental to transitional (coal-bearing) detritus facies
 II. Restricted-sea ammonoid-bearing (siliceous) muddy facies
 III. Platform coral and fusulinid-bearing carbonate facies
 IV. Open-sea ammonoid-bearing turbidite facies

Figure 3. Generalized locations in ecological differentiation of Permian ammonoids.

RELATION OF ECOLOGICAL DIFFERENTIATION TO EXTINCTION IN PERMIAN AMMONOIDS

Ecological differentiation of Paleozoic ammonoids accelerated in the late Cisuralian Kungurian interval. It is considered to have been a result of ecological expansion and consequent adaptive specialization with the growth of restricted epicontinental seas that accompanied regression in the upper Transpecos Super-cycle. Concurrently, the episodic pattern of ammonoid extinctions became progressively more evident, suggesting genetic relationship between extinction and ecological differentiation.

According to Zhou (1986), there were two ecological patterns (realms) of Permian ammonoids. One of them, the «Open-Sea ecological pattern», was dominated by ammonoids with compressed and non-sculptured shells. These are the pandemics, primarily representatives of the prolecanitin Superfamily Medicottiaceae and the Suborder Goniatitina. As the evolutionary base stock of Permian ammonoids, they were distributed widely, ranging from ocean basins to tectonically active outer shelf regions with free global connections. They commonly occupied a slope turbidite belt in front of a carbonate platform (IV, Fig. 3). Since these ammonoids were

motile, they experienced relatively little threat from regression. Consequently, the genera in this realm are usually characterized by long stratigraphic ranges. Typical of this pattern are regions such as the Urals, Sicily, Texas, Timor, Salt Range, Kashmir, Pamir, Inner Mongol-Beishan, and South China's Dian (S-E Yunnan)-Qian (S-W Guizhou)-Gui (N-W Guangxi) areas.

The other realm, the «Restricted-Sea pattern» (Fig. 3), is characterized by endemic ammonoids with well developed shell sculpture, such as nodes and pleural ribs. Many display spectacular lappets as part of the mature aperture, and others are bizarre in location of the siphuncle within the dorsal septal flexure instead of the usual ventral-marginal position. They mainly occupied the near-shore debris belt of the inner epicontinental shelf (II, Fig.3). Ammonoids of this realm generally comprise the Pseudohaloritidae, and members of the dominantly Triassic Order Ceratitida. They expanded rapidly on the Inner Shelf by large-scale adaptive radiation accompanying transgressive phases of third-order cycles. Adaptive specialization confined them to the near-shore debris belt of the epicontinental seas, and subsequent regression destroyed their ecological niches leading to extinction. This explains why most ammonoids of the Restricted-Sea ecological pattern were short ranged. It also

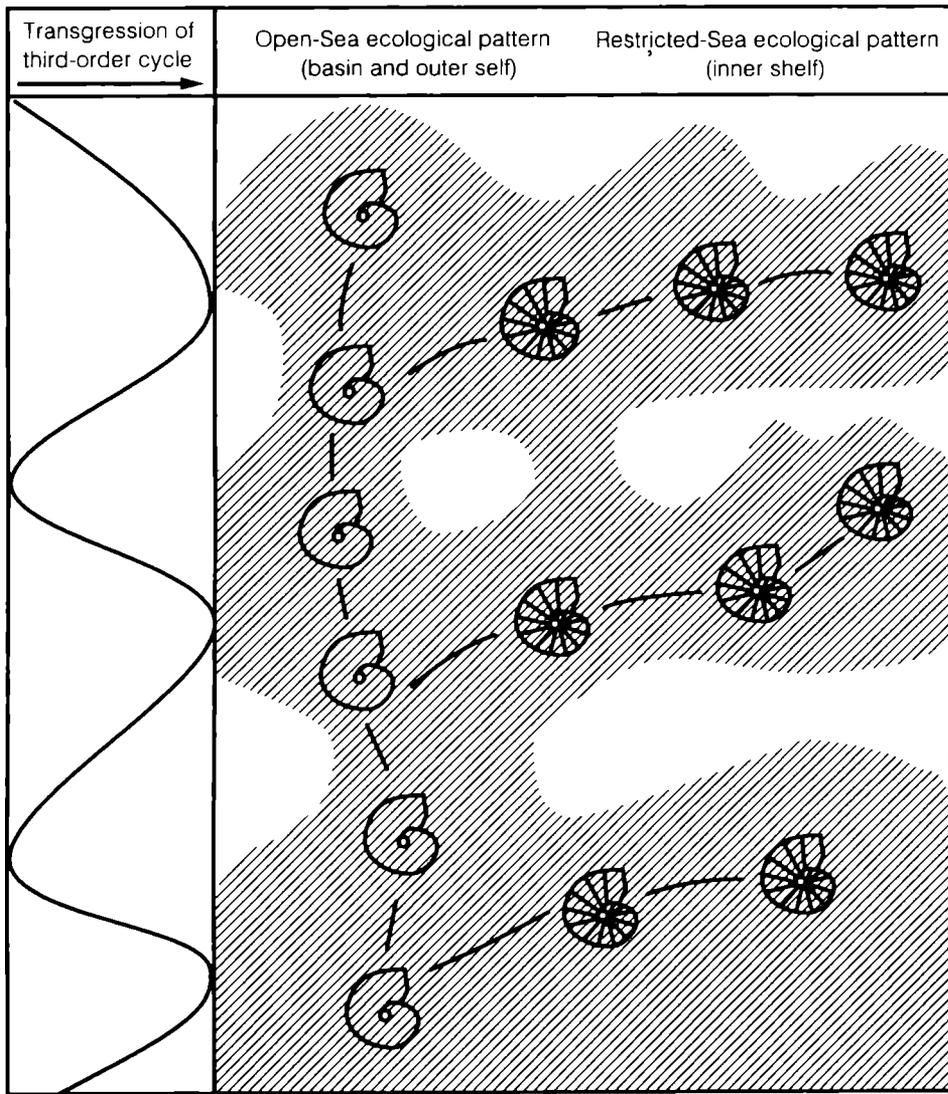


Figure 4. Multi-episodal extinction and ecological differentiation of the Permian ammonoids (Modified from Wiedmann, 1973).

provides the mechanism for coincidence of the episodic extinctions with cyclic sedimentation (Fig. 4). Sites characterized by this ecological pattern of ammonoids include South China (except the north-west margin and the Dian-Qian-Gui region), North-east Tibet, Transcaucasia, Kitakami Massif of Japan, Coastal Region of the Russian Far East, and Coahuila/Mexico (latter Upper Permian only).

We consider that third-order eustatic cycles within the Transpecos Supercycle were the immediate cause of the multi-episodic regional ammonoid extinctions. Ecological differentiation of ammonoids occurred early in the cycle, followed by an increase in the number of Restricted-Sea genera, all within a single cycle and commonly corresponding approximately to a single stage. Finally, the reg-

ressive phase near the end of the third-order cycle resulted in extinction of specialized Restricted-Sea ammonoid genera and retreat of others to the sanctuary of the Open-Sea area.

The post-Artinskian regression phase of the Transpecos Supercycle was a prolonged phenomenon that had profound overall effects on ammonoid biotas. Two related trends are involved; broadening of the Restricted-Sea regime, and at least a minor reduction in the Open-Sea regime. Throughout the Permian, short-ranging ammonoid genera of the restricted ecologic domain generally increased in numbers, whereas long-ranging genera of the open sea environment decreased. Both trends were a response to the development of the huge epicontinental seas surrounding Pangea, associated with the gradual regression of the upper Transpecos Supercycle.

CONCLUSIONS

Overall increase in extent of restricted epicontinental seas during the post-Sakmarian upper part of the Transpecos Supercycle was responsible for major modification of ammonoid biotas. However, extinctions were multi-episodic and regional in nature, and can be related to ecological differentiation controlled by third-order eustatic cycles. The extinction event at the end of the Guadalupian (i.e. Capitanian Stage, or pre-Lopingian) is only one such event, and does not possess attributes of a mass extinction. It is comparable to that of the preceding and following stages (Wordian and Wuchiapingian), but not to the real mass extinction that characterizes the terminal Paleozoic Changhsingian Stage. Local distribution confirms the regional character of the end-Maokouan event.

REFERENCES

- Donovan, S. K. 1989. Palaeontological criteria for the recognition of mass extinction, pp. 19-36. In S. K. Donovan (ed.). *Mass Extinction: Processes and Evidence*. London: Belhaven Press.
- Glenister, B. F., Furnish W. M. and Zhou, Z. R. ms. Permian Ammonoidea. In R. Kaesler (ed.). *Treatise on Invertebrate Paleontology*, (L) Mollusca 4, revised edition in preparation.
- Jin, Y. G., Wardlaw B. R., Glenister, B. F. and Kotlyar, G. V. 1997. Permian chronostratigraphic subdivisions. *Episodes*, 20(1): 10-15.
- Jin, Y. G., Zhang, J. and Shang, Q. H. 1994. Two phases of the End-Permian mass extinction. In A. F. Embry, B. Beauchamp and D. J. Glass (eds.). *Pangea: Global Environments and Resources*, Canadian Society of Petroleum Geologists, Mem. 17, 813-822.
- Jin, Y. G., Zhang, J. and Shang, Q. H. 1995. Pre-Lopingian catastrophic event of marine faunas. *Acta Palaeontologica Sinica*, 34(4): 410-427 (in Chinese with English abstract).
- Leonova, T. B. 1989. Rannepermiskie ammonoidei Yugo-Vostochnogo Pamira. *Trudy Paleontol. Inst. Akad. Nauk SSSR*, 235: 1-198 (in Russian).
- Ross, C. A. and Ross, J. R. P. 1994. Permian sequence stratigraphy and fossil zonation. In *Pangea: Global Environments and Resources*. Canadian Society of Petroleum Geologists, Mem. 17, 219-231.
- Ruzhencev, V. E. 1959. Klassifikatsiya nadsemeistva Otocerataceae. *Paleontologicheskii Zhurnal*, (2): 56-67 (in Russian).
- Ruzhencev, V. E. 1962. Klassifikatsiya semeistva Araxoceratidae. *Paleontologicheskii Zhurnal*, (4): 88-103 (in Russian).

ACKNOWLEDGEMENT

The present authors join in expressing deep appreciation and respect for the life and scholarship of Professor V. E. Ruzhencev, who was one of the most accomplished ammonoid workers of all time, and a pioneer and major contributor in the fields of both biostratigraphy and paleobiology.

We thank Charles A. Ross (GeoBioStrat) for critical review of the manuscript. The study received support from the National Natural Science Foundation of China (49472078), Major Program Grant of Chinese Academia (KZ952-S1-427), National Geographic Society (QC18), U.S./China Cooperative Science Program of American National Science Foundation (G135) and the Geological Society of America Treatise on Invertebrate Paleontology fund.

- Ruzhencev, V. E. 1963. Novye dannye o semeistve Araxoceratidae. *Paleontologicheskii Zhurnal*, (3): 56-64 (in Russian).
- Sepkoski, J. J. 1986. Phanerozoic overview of mass extinction, pp.277-295. In D. M. Raup and D. Jablonski(eds.), *Patterns and processes in the history of life*, Berlin: Springer-Verlag.
- Spinosa, C., Furnish, W. M. and Glenister, B. F. 1970. Araxoceratidae, Upper Permian ammonoids, from the Western Hemisphere. *Journal Paleontology*, 44(4): 730-736.
- Spinosa, C., Furnish, W. M. and Glenister, B. F. 1975. The Xenodiscidae, Permian ceratitoid ammonoids. *Journal Paleontology*, 49(2): 239-283.
- Stanley, S. M. and Yang, X. N. 1994. A double mass extinction at the end of the Paleozoic Era. *Science*, (266): 1340-1344.
- Wiedemann, J. 1973. Evolution or revolution of ammonoids at Mesozoic system boundaries. *Biological Review*, 48(2): 159-194.
- Yang, F. Q. 1991. Ammonoids, pp. 111-116. In Z. Y. Yang, S. B. Wu, H. F. Yin, G. R. Xu, K. X. Zhang (eds.). *Permian-Triassic events of South China*. Beijing: Geological Publishing House. (in Chinese with English abstract).
- Zhao, J. K. and Zheng, Z. G. 1977. The Permian ammonoids from Zhejiang and Jiangxi. *Acta Palaeontologica Sinica*, 16(2):217-252 (in Chinese with English abstract).
- Zhao, J. K., Liang, X. L. and Zheng, Z. G. 1978. Late Permian cephalopods of South China. *Palaeontologia Sinica*, New Ser. B, 12, 159 pp. Beijing: Science Press (in Chinese with English abstract).
- Zhou, Z. R. 1986. Two ecological patterns of the Permian ammonoids. *Scientia Sinica*, Ser. B, 29(1), 96-112.

Appendix 1, Permian ammonoid genera and their geological ranges

Major references: 1. Glenister, Furnish and Zhou: Treatise Revision Manuscript
 2. Zhao, Liang and Zheng, 1978
 3. Zhao and Zheng, 1977
 4. Ruzhencev, 1959, 1962, 1963
 5. Spinosa et al., 1970, 1975
 6. Leonova, 1989

Superfamily Prolecanitaceae	Tournaisian-?Griesbachian
Family Daraelitidae	Viséan-Wordian
<i>Daraelites</i> = <i>Prodaraelites</i>	Asselian-Wordian
<i>Boesites</i>	Namurian/Morrowan-Sakmarian
Superfamily Medlicottiaceae	Viséan-Griesbachian
Family Pronoritidae	Viséan-Wuchiapingian
Subfamily Pronoritinae	Viséan-Artinskian
<i>Metapronorites</i>	Atokan/Moscovian-Artinskian
Subfamily Neopronoritinae	Virgilian/Gzhelian-Artinskian
<i>Neopronorites</i> = <i>Epipronorites</i>	Virgilian/Gzhelian-Kungurian
<i>Paedopronorites</i>	Wuchiapingian
<i>Parapronorites</i>	Artinskian-Wordian
<i>Sakmarites</i>	Asselian-Artinskian
<i>Shikhanites</i>	Asselian
Family Sundaitidae	Wuchiapingian
<i>Sundaites</i>	Wuchiapingian
Family Medlicottiidae	Virgilian/Gzhelian-Griesbachian
Subfamily Medlicottiinae	Virgilian/Gzhelian-Wuchiapingian
<i>Medlicottia</i> ?= <i>Prosicanites</i>	Sakmarian-Wordian
<i>Artinskia</i> = <i>Promedlicottia</i> = <i>Prosicanites</i>	Virgilian/Gzhelian-Artinskian
<i>Eumedlicottia</i>	Artinskian-Wuchiapingian
<i>Neogeoceras</i>	Wordian-Wuchiapingian
<i>Syrdenites</i>	Capitanian-Wuchiapingian
Subfamily Episageceratinae	Wuchiapingian-Griesbachian
<i>Episageceras</i>	Wuchiapingian-Griesbachian
<i>Nodosageceras</i>	Wuchiapingian
Subfamily Propinacoceratinae=Miklukhoceratinae=Darvasiceratidae	Asselian-Wuch.
<i>Propinacoceras</i>	Artinskian-Wordian
<i>Akmilleria</i>	Asselian-Kungurian
<i>Bamyaniceras</i>	Artinskian-Wordian
<i>Darvasiceras</i>	Artinskian
<i>Difuntites</i>	Capitanian-Wuchiapingian
<i>Miklukhoceras</i>	Sakmarian-Kungurian
Subfamily Sicanitinae	Asselian-Wordian
<i>Sicanites</i> = <i>Aktubinskia</i>	Asselian-Wordian
<i>Artioceras</i>	Artinskian
<i>Artioceratoides</i>	Artinskian-Kungurian
<i>Synartinskia</i> = <i>Parasicanites</i>	Sakmarian-Roadian
Subfamily Uddenitinae	Desmoinesian/Moscovian-Kungurian
<i>Neouddenites</i>	Artinskian-Kungurian
<i>Daixites</i>	Gzhelian-Sakmarian
Superfamily Xenodiscaceae	Roadian-Changhsingian
Family Xenodiscidae	Capitanian-Changhsingian
<i>Xenodiscus</i>	Wuchiapingian-Changhsingian
<i>Xenaspis</i>	Capitanian

	<i>Phisonites</i>	Changhsingian
	<i>Iranites</i>	Changhsingian
	<i>Shevyrevites</i>	Changhsingian
Family	Paraceltitidae	Roadian-Wuchiapingian
	<i>Paraceltites</i>	Roadian-Wuchiapingian
	<i>Cibolites=Xenodiscites</i>	Wordian-Wuchiapingian
	<i>Nielsenoceras</i>	?Wordian-Capitanian
	<i>Kingoceras</i>	Capitanian-Wuchiapingian
	<i>Doulingoceras</i>	Wuchiapingian
Family	Dzhulfitidae	Changhsingian
	<i>Dzhulfites</i>	Changhsingian
	<i>Paratirolites</i>	Changhsingian
	<i>Abichites</i>	Changhsingian
Family	Huananoceratidae	Wuchiapingian-Changhsingian
	<i>Huananoceras</i>	Wuchiapingian-Changhsingian
Family	Liuchengoceratidae	Changhsingian
	<i>Liuchengoceras</i>	Changhsingian
	<i>Rongjiangoceras</i>	Changhsingian
Family	Tapashanitidae	Changhsingian
	<i>Tapashanites</i>	Changhsingian
	<i>Sinoceltites</i>	Changhsingian
	<i>Pseudostephanites</i>	Changhsingian
	<i>Mingyuexiaceras</i>	Changhsingian
Family	Pseudotirolitidae	Changhsingian
	<i>Pseudotirolites</i>	Changhsingian
	<i>Chaotianoceras</i>	Changhsingian
	<i>Schizoloboceras</i>	Changhsingian
	<i>Dushanoceras</i>	Changhsingian
	<i>Pachydiscoceras</i>	Changhsingian
	<i>Trigonogastrites</i>	Changhsingian
	<i>Pernodoceras</i>	Changhsingian
Family	Pleuronodoceratidae	Changhsingian
	<i>Pleuronodoceras</i>	Changhsingian
	<i>Longmenshanoceras</i>	Changhsingian
	<i>Qianjiangoceras</i>	Changhsingian
	<i>Rotodiscoceras</i>	Changhsingian
	<i>Pentagonoceras</i>	Changhsingian
Superfamily	Otocerataceae	Wuchiapingian-Lower Triassic
Family	Anderssonoceratidae	Wuchiapingian
Subfamily	Anderssonoceratinae	Wuchiapingian
	<i>Anderssonoceras</i>	Wuchiapingian
	<i>Xiangulingites</i>	Wuchiapingian
	<i>Pericarinoceras</i>	Wuchiapingian
	<i>Pachyrotoceras</i>	Wuchiapingian
Subfamily	Planodiscoceratinae	Wuchiapingian
	<i>Planodiscoceras</i>	Wuchiapingian
	<i>Leptogyroceras</i>	Wuchiapingian
	<i>Fengchengoceras</i>	Wuchiapingian
	<i>Lenticoceltites</i>	Wuchiapingian
Family	Araxoceratidae	Wuchiapingian
Subfamily	Araxoceratinae	Wuchiapingian
	<i>Araxoceras</i>	Wuchiapingian
	<i>Eoaxoceras</i>	Wuchiapingian
	<i>Rotaraxoceras</i>	Wuchiapingian
	<i>Prototoceras</i>	Wuchiapingian

	<i>Discotoceras</i>	Wuchiapingian
	<i>Urartoceras</i>	Wuchiapingian
	<i>Pseudotoceras</i>	Wuchiapingian
	<i>Vescotoceras</i>	Wuchiapingian
	<i>Dzhulfoceras</i>	Wuchiapingian
	<i>Vedioceras</i>	Wuchiapingian
	<i>Avushoceras</i>	Wuchiapingian
	<i>Periptychoceras</i>	Wuchiapingian
	<i>Anfuceras</i>	Wuchiapingian
	Subfamily Konglingitinae	Wuchiapingian
	<i>Konglingites</i>	Wuchiapingian
	<i>Jinjiangoceras</i>	Wuchiapingian
	<i>Kiangsiceras</i>	Wuchiapingian
	<i>Sanyangites</i>	Wuchiapingian
Superfamily Dimerocerataceae		Famennian-Changhsingian
Family Pseudohaloritidae		Missourian/Kasimovian-Changhsingian
Subfamily Pseudohaloritinae		Kungurian
	<i>Pseudohalorites</i>	Kungurian
	<i>Zhonglupuceras</i>	Kungurian
Subfamily Shouchangoceratinae		Missourian/Kasimovian-Changhsingian
	<i>Shouchangoceras</i>	Roadian-Capitanian
	<i>Aulacaganides</i>	Kungurian
	<i>Elephantoceras</i>	Roadian-Capitanian
	<i>Erinoceras</i>	Roadian-Capitanian
	<i>Lianyuanoceras</i>	Kungurian
	<i>Neoaganides</i>	Missourian/Kasimovian-Changhsingian
	<i>Qinglongites</i>	Changhsingian
	<i>Sangzhites</i>	Roadian-Capitanian
	<i>Shangraoceras</i>	Roadian-Capitanian
	<i>Sosioceras</i>	Wordian
Subfamily Yinoceratinae		Kungurian-Capitanian
	<i>Yinoceras=Shaoyangoceras</i>	Kungurian
	<i>Lanceoloboceras</i>	Roadian-Capitanian
Superfamily Goniatitaceae		Viséan-Wordian
Family Agathiceratidae		Viséan-Wordian
	<i>Agathiceras</i>	Moscovian-Wordian
	<i>Gaetanoceras</i>	Artinskian
Superfamily Goniolobocerataceae		Morrowan/Westphalian-Asselian
Family Gonioloboceratidae		Westphalian-Asselian
	<i>Mescalites</i>	Gzhelian-Asselian
Superfamily Adrianitaceae		Desmoinesian-Wuchiapingian
Family Adrianitidae		Desmoinesian-Wuchiapingian
Subfamily Adrianitinae		Desmoinesian-Wuchiapingian
	<i>Adrianites</i>	Wordian
	<i>Aricoceras</i>	Artinskian-Wordian
	<i>Crimites=?Istycoceras</i>	Asselian-Wordian
	<i>Doryceras</i>	Wordian
	<i>Emilites=Plummerites</i>	Desmoinesian-Asselian
	<i>Epadrianites=Basleoceras</i>	Wordian-Wuchiapingian
	<i>Neoaricoceras</i>	Wordian
	<i>Neocrimites=Metacrimites</i>	Artinskian-Capitanian
	<i>Nevadoceras</i>	Artinskian
	<i>Palermites</i>	Wordian
	<i>Pamiritella=?Pamirioceras</i>	Kungurian
	<i>Pseudagathiceras</i>	?Wordian

	<i>Pseudoemilites</i>	Kungurian
	<i>Sizilites</i>	Wordian
	<i>Sosiocrimites?</i> = <i>Subcrimites</i>	Artinskian-Wordian
	<i>Veruzhites</i>	Artinskian-Kungurian
Subfamily Hoffmanniinae		Wordian
	<i>Hoffmannia</i>	Wordian
Subfamily Texoceratinae		Roadian
	<i>Texoceras</i>	Roadian
Superfamily Shumarditaceae		Moscovian-Roadian
Family Somoholitidae		Desmoinesian/Moscovian-Artinskian
	<i>Somoholites</i>	Desmoinesian-Artinskian
	<i>Andrianovia</i>	Asselian-Sakmarian
	<i>Neoshumardites</i>	Artinskian
Family Perrinitidae		Asselian-Roadian
	<i>Perrinites</i> = <i>Perrimetanites</i>	Artinskian-Roadian
	<i>Metaperrinites</i> = <i>Paraperrinites</i>	Artinskian-Kungurian
	<i>Properrinites</i> = <i>Subperrinites</i>	Asselian-Artinskian
Superfamily Gastriocerataceae		Chesterian/Namurian-Asselian
Family Glaphyritidae		Chesterian/Namurian-Asselian
	<i>Glaphyrites</i>	Namurian-Asselian
	<i>Neoglaphyrites</i>	Orenburgian-Asselian
Superfamily Cyclobaceae		Virgilian-Changhsingian
Family Cyclobidae		Roadian-Changhsingian
Subfamily Cyclobinae		Roadian-Changhsingian
	<i>Cyclobus</i> = <i>Krafftoceras</i>	Wuchiapingian-?Changhsingian
	<i>Changhsingoceras</i>	Changhsingian
	<i>Demarezites</i>	Roadian-Wordian
	<i>Kurdiceras</i>	Wordian
	<i>Newellites</i>	Wordian
	<i>Timorites</i> = <i>Hanieloceras</i>	Capitanian-Wuchiapingian
	<i>Waagenoceras</i>	Wordian-Capitanian
Subfamily Kufengoceratinae		Roadian-Capitanian
	<i>Shengoceras</i> = <i>Kufengoceras</i>	Roadian-Capitanian
	<i>Guiyangoceras</i>	Roadian
	<i>Liuzhouceras</i>	Roadian-Capitanian
	<i>Mexioceras</i>	Wordian-Capitanian
	<i>Paramexioceras</i>	Roadian-Wuchiapingian
	<i>Paratongluceras</i> =? <i>Shimenites</i>	Roadian-Wordian
	<i>Tongluceras</i>	Roadian
Family Vidrioceratidae		Virgilian-Changhsingian
	<i>Glassoceras</i> = <i>Subglassoceras</i>	Roadian
	<i>Martoceras</i> = <i>Pamirites</i> = <i>Waagenina</i>	Asselian-Wuchiapingian
	<i>Peritrochia</i>	Roadian
	<i>Prostacheoceras</i>	Asselian-Wordian
	<i>Stacheoceras</i> = <i>Waagenia</i> = <i>Neostacheoceras</i>	Artinskian-Changhsingian
	<i>Tabantalites</i>	Asselian-Sakmarian
Superfamily Marathonitaceae		Atokan-Wuchiapingian
Family Marathonitidae		Atokan-Wordian
	<i>Almites</i> = <i>Neomaronites?</i> = <i>Paraperrinites</i>	Asselian-Kungurian
	<i>Cardiella</i> = <i>Aksuites</i>	Missourian-Kungurian
	<i>Kargalites</i>	Asselian-Kungurian
	<i>Jilingites</i>	Wordian
	<i>Pseudovidrioceras</i>	Roadian-Wordian
	<i>Suakites</i>	Kungurian
Family Hyattoceratidae		?Artinskian-Roadian, Wordian-Wuchiapingian

	<i>Hyattoceras=Abichia</i>	Wordian-Wuchiapingian
	<i>Eohyattoceras=Prohyattoceras</i>	?Artinskian-Roadian
Superfamily Neiococerataceae		Moscovian/Morrowan-Changhsingian
Family Neiococeratidae		Moscovian/Morrowan-Asselian
	<i>Eoasianites</i>	Moscovian/Morrowan-Asselian
Family Paragastrioceratidae		Asselian-Changhsingian
Subfamily Paragastrioceratinae		Asselian-Kungurian
	<i>Paragastrioceras?=Eotumaroceras=Girtyites</i>	Asselian-Kungurian
	<i>Epijuresanites?=Bulunites</i>	Kungurian
	<i>Svetlanoceras</i>	Asselian-Sakmarian
	<i>Synuraloceras</i>	Sakmarian
	<i>Tumaroceras</i>	Kungurian
	<i>Uraloceras</i>	Sakmarian-Kungurian
Subfamily Pseudogastrioceratinae		Sakmarian-Changhsingian
	<i>Pseudogastrioceras=Grabauites</i>	Wuchiapingian-Changhsingian
	<i>Altudoceras=Hengshanites</i>	Wordian-Wuchiapingian
	<i>Aulacogastrioceras</i>	Roadian
	<i>Chekianoceras</i>	Roadian
	<i>Daubichites</i>	Roadian
	<i>Roadoceras</i>	Wordian-Wuchiapingian
	<i>Stenolobulites</i>	Sakmarian-Roadian
	<i>Strigogoniatites=Retiogastrioceras?=Metagastrioceras</i>	Wordian-Wuchiap
Subfamily Atsabitinae		Artinskian-Wordian
	<i>Atsabites</i>	Artinskian
	<i>Anatsabites</i>	Wordian
Family Metalegoceratidae		Asselian-Wordian
Subfamily Metalegoceratinae		Asselian-Wordian
	<i>Metalegoceras</i>	Sakmarian-Wordian
	<i>Bransonoceras=Pericycloceras=Eolegoceras</i>	Artinskian-Roadian
	<i>Juresanites</i>	Asselian-Sakmarian
	<i>Pseudoschistoceras?=Gaoyaonites</i>	Artinskian-Roadian
Subfamily Spirolegoceratinae		Roadian
	<i>Spirolegoceras=Gobioceras</i>	Roadian
	<i>Sverdrupites</i>	Roadian
Subfamily Eothinitinae		Artinskian-Wordian
	<i>Eothinites=Uralites</i>	Artinskian-Kungurian
	<i>Epiglyphioceras</i>	Roadian-Wordian
Subfamily Clinolobinae		Artinskian-Wordian
	<i>Clinolobus</i>	Artinskian-Wordian
Superfamily Popanocerataceae		Asselian-Wuchiapingian
Family Popanoceratidae		Asselian-Wuchiapingian
	<i>Popanoceras=Pamiropopanoceras</i>	Artinskian-Roadian
	<i>Epitauroceras</i>	Wuchiapingian
	<i>Propopanoceras</i>	Sakmarian
	<i>Protopopanoceras</i>	Asselian
	<i>Tauroceras=Gemmellaroceras</i>	Wordian
Family Mongoloceratidae		Wordian-?Wuchiapingian
	<i>Mongoloceras</i>	Wordian-?Capitanian
	<i>Angrenoceras</i>	Capitanian-?Wuchiapingian
Family Thalassoceratidae		Missourian/Kasimovian-Wordian
	<i>Thalassoceras</i>	Sakmarian-Wordian
	<i>Prothalassoceras</i>	Missourian/Kasimovian-Sakmarian
	<i>Epithalassoceras</i>	Wordian
	<i>Aristoceras</i>	Missourian/Kasimovian-Asselian
	<i>Aristoceratoides</i>	Wordian

Appendix 2, Geological range of the Permian ammonoid genera

PERMIAN									SYSTEM
CISURALIAN				GUADALUPIAN			LOPINGIAN		SERIES
Asselian	Sakmarian	Artinskian	Kungurian	Roadian	Wordian	Capitanian	Wuchiapingian	Changhsingian	Stage
									Range
									<i>Aristoceras</i>
									<i>Emilites</i>
									<i>Glaphyrtes</i>
									<i>Mescalites</i>
									<i>Neoglaphyrtes</i>
									<i>Eosianites</i>
									<i>Protopanoceras</i>
									<i>Shikhanites</i>
									<i>Boesites</i>
									<i>Daixites</i>
									<i>Prothalassoceras</i>
									<i>Andrianovia</i>
									<i>Juresanites</i>
									<i>Svetlanoceras</i>
									<i>Tabantalites</i>
									<i>Propopanoceras</i>
									<i>Synuraloceras</i>
									<i>Artinskia</i>
									<i>Metapronorites</i>
									<i>Somoholites</i>
									<i>Properrinites</i>
									<i>Sakmarites</i>
									<i>Artioceras</i>
									<i>Atsabites</i>
									<i>Darvasiceras</i>
									<i>Gaetanoceras</i>
									<i>Neoshumardites</i>
									<i>Nevadoceras</i>
									<i>Propinacoceras</i>
									<i>Cardiella</i>
									<i>Neopronorites</i>
									<i>Akmilleria</i>
									<i>Almites</i>
									<i>Kargalites</i>
									<i>Paragastrioceras</i>
									<i>Miklukhoceras</i>
									<i>Uraloceras</i>
									<i>Artioceratoides</i>
									<i>Epijuresanites</i>

PERMIAN							SYSTEM
CISURALIAN			GUADALUPIAN		LOPINGIAN		SERIES
Asselian	Sakmarian	Artinskian	Kungurian	Roadian	Wordian	Capitanian	Stage
							Range
							<i>Eothinites</i>
							<i>Metaperrinites</i>
							<i>Neouddenites</i>
							<i>Veruzhites</i>
							<i>Aulacaganides</i>
							<i>Lianyuanoceras</i>
							<i>Pamiritella</i>
							<i>Pseudoemilites</i>
							<i>Pseudohalorites</i>
							<i>Suakites</i>
							<i>Tumaroceras</i>
							<i>Yinoceras</i>
							<i>Zhonglupuceras</i>
							<i>Bransonoceras</i>
							<i>Eohyattoceras</i>
							<i>Perrinites</i>
							<i>Popanoceras</i>
							<i>Pseudoschistoceras</i>
							<i>Stenolobulites</i>
							<i>Synartinskia</i>
							<i>Aulacaganides</i>
							<i>Chekiangoceras</i>
							<i>Daubichites</i>
							<i>Glassoceras</i>
							<i>Guiyangoceras</i>
							<i>Peritrochia</i>
							<i>Spirolegoceras</i>
							<i>Sverdrupites</i>
							<i>Texoceras</i>
							<i>Tongluceras</i>
							<i>Agathiceras</i>
							<i>Crimites</i>
							<i>Daraelites</i>
							<i>Prostacheoceras</i>
							<i>Sicanites</i>
							<i>Medlicottia</i>
							<i>Metalegoceras</i>
							<i>Thalassoceras</i>
							<i>Aricoceras</i>

PERMIAN								SYSTEM	
CISURALIAN				GUADALUPIAN			LOPINGIAN		SERIES
Asselian	Sakmarian	Artinskian	Kungurian	Roadian	Wordian	Capitanian	Wuchiapingian	Changhsingian	Stage
									Range
									<i>Bamyaniceras</i>
									<i>Clinolobus</i>
									<i>Parapronorites</i>
									<i>Propinacoceras</i>
									<i>Sosiocrimites</i>
									<i>Demarezites</i>
									<i>Epiglyphioceras</i>
									<i>Paratongluceras</i>
									<i>Pseudovidrioceras</i>
									<i>Adrianites</i>
									<i>Anatsabites</i>
									<i>Aristoceratoides</i>
									<i>Doryceras</i>
									<i>Epithalassoceras</i>
									<i>Hoffmannia</i>
									<i>Jilingites</i>
									<i>Kurdiceras</i>
									<i>Neoaricoceras</i>
									<i>Newellites</i>
									<i>Palermites</i>
									<i>Sizilites</i>
									<i>Sosioceras</i>
									<i>Tauroceras</i>
									<i>Pseudagathiceras</i>
									<i>Neocrimites</i>
									<i>Elephantoceras</i>
									<i>Erinoceras</i>
									<i>Lanceoloboceras</i>
									<i>Liuzhouceras</i>
									<i>Shangraoceras</i>
									<i>Sangzhites</i>
									<i>Shengoceras</i>
									<i>Shouchangoceras</i>
									<i>Mexioceras</i>
									<i>Mongoloceras</i>
									<i>Waagenoceras</i>
									<i>Nielsenoceras</i>
									<i>Xenaspis</i>
									<i>Martoceras</i>

PERMIAN								SYSTEM			
CISURALIAN				GUADALUPIAN			LOPINGIAN	SERIES			
Asselian	Sakmarian	Artinskian	Kungurian	Roadian	Wordian	Capitanian	Wuchiapingian	Changhsingian	Stage	Range	Genus

PERMIAN									SYSTEM
CISURALIAN				GUADALUPIAN			LOPINGIAN		SERIES
Asselian	Sakmarian	Artinskian	Kungurian	Roadian	Wordian	Capitanian	Wuchiapingian	Changhsingian	Stage
									Range
									<i>Sanyangites</i>
									<i>Sundaites</i>
									<i>Urartoceras</i>
									<i>Vedioceras</i>
									<i>Vescotoceras</i>
									<i>Xiangulingites</i>
									<i>Neoaganides</i>
									<i>Stacheoceras</i>
									<i>Huananoceras</i>
									<i>Pseudogastroceras</i>
									<i>Xenodiscus</i>
									<i>Cyclolobus</i>
									<i>Abichites</i>
									<i>Changhsingoceras</i>
									<i>Chaotianoceras</i>
									<i>Dushanoceras</i>
									<i>Dzhulfites</i>
									<i>Iranites</i>
									<i>Liuchengoceras</i>
									<i>Longmenshanoceras</i>
									<i>Mingyuexiaceras</i>
									<i>Pachydiscoceras</i>
									<i>Paratirolites</i>
									<i>Pentagonoceras</i>
									<i>Pernodoceras</i>
									<i>Phisonites</i>
									<i>Pleuronodoceras</i>
									<i>Pseudostephanites</i>
									<i>Pseudotirolites</i>
									<i>Qinglongites</i>
									<i>Qinjiangoceras</i>
									<i>Rongjiangoceras</i>
									<i>Rotodiscoceras</i>
									<i>Schizoloboceras</i>
									<i>Shevyrevites</i>
									<i>Sinoceltites</i>
									<i>Tapashanites</i>
									<i>Trigonogastrites</i>
									<i>Episageceras</i>

КАМЕРНЫЕ ОТЛОЖЕНИЯ ПСЕВДОРТОЦЕРИД И АКТИНОЦЕРИД ПОД СКАНИРУЮЩИМ ЭЛЕКТРОННЫМ МИКРОСКОПОМ

Ф.А.Журавлева, Л.А.Догужаева

Палеонтологический институт РАН
Профсоюзная ул., 123, Москва, 117868 Россия

Внутреннее строение хорошо сохранившихся фосфатизированных раковин двух родов псевдортоцерид *Arpaoceras* (Pseudactinoceratidae) и *Paramooreoceras* (Pseudorthoceratidae) из фауны Армении и актиноцериды *Actinoceras* sp. из среднего ордовика р. Подкаменная Тунгуска изучено под сканирующим электронным микроскопом. У всех псевдортоцерид в камерных отложениях впервые обнаружены закономерно расположенные небольшие округлые или иной формы структуры, где камерные отложения отсутствуют. Авторы интерпретируют их как полости, оставшиеся на местах сосудов, и считают, что в камерах находилась мягкая ткань, в которой они располагались. Эта ткань секретировала камерные отложения. В соединительных кольцах обнаружены поры. Через них, вероятно, осуществлялась связь камерной мягкой ткани с таковой сифона. У всех изученных цефалопод имеется пористый контактный слой, лежащий между септой и септальным нечком с одной стороны и соединительным кольцом - с другой. Он, вероятно, участвовал в обмене жидкостью и газом между сифоном и камерами. У псевдортоцерид, помимо мурально-эписептальных и гипосептальных отложений, были развиты перисифонные отложения, расположенные вокруг сифона. В отличие от слоистых мурально-эписептальных и гипосептальных отложений, они сложены сферулитами, имеющими губчато-пористую структуру.

CAMERAL DEPOSITS IN PSEUDORTHOCERIDA AND ACTINOCERIDA IN SCANNING ELECTRON MICROSCOPE F.A.Zhuravleva and L.A.Doguzhaeva

The internal shell structures of the well preserved phosphatized shells belonging to the Famennian pseudorthocerids *Arpaoceras* (Pseudactinoceratidae) and *Paramooreoceras* (Pseudorthoceratidae), both from Armenia, and the Middle Ordovician actinoceratid *Actinoceras* from the Podkamennaya Tunguska River Basin were studied with SEM. In all studied taxa there were found for the first time regularly spaced small round spaces within cameral deposits lacking the latter. They are interpreted as caves left by the cameral vessels. It means that camerae contained the soft tissue with the vessels within it. The soft tissue must have secreted cameral deposits. Pores were found in the connecting ring. Evidently cameral soft tissue was connected with that of the siphon through them. Cephalopods under discussion possess porous contact layer lying between the septum with septal neck and the connecting ring. It is thought to contribute to the exchange of liquid and gas in camerae. Apart from the mural-episeptal and hyposeptal cameral deposits, pseudorthocerids had also perisiphonal cameral ones located around the siphuncle. The latter, contrary to lamellar mural-episeptal and hyposeptal cameral deposits, are composed of spherulites showing spongy porous structure.

ВВЕДЕНИЕ

В сканирующем электронном микроскопе изучено внутреннее строение раковин псевдортоцерид из фауны Южного Закавказья - трех видов рода *Arpaoceras* из псевдактиноцератид и одного вида рода *Paramo-*

oreoceras из псевдортоцератид, а также одного актиноцероида из актиноцератид- *Actinoceras* sp. из среднего ордовика Подкаменной Тунгуски. Небольшая коллекция псевдортоцерид, собранная Р.А.Аракелянцем (Институт геологических наук Армянской АН) и В.П.Феликсом (Московская государственная

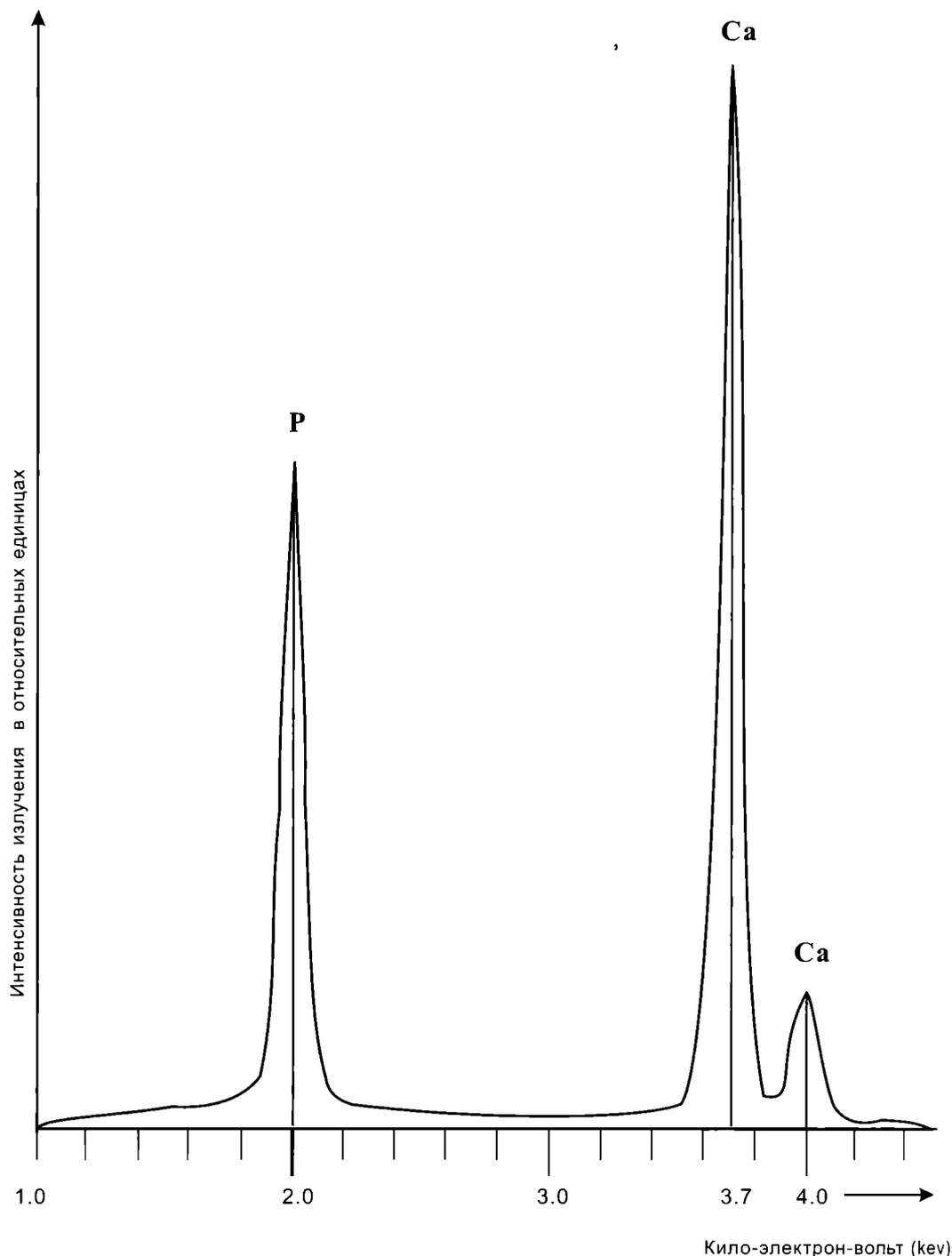


Рис.1. Кривая относительного содержания химических элементов в камерных отложениях *Actinoceras patens* по результатам качественного анализа образца на рентгеновском анализаторе «Link».

геолого-разведочная академия), была описана З.Г.Балашовым и Ф.А.Журавлевой (1962), а также Ф.А.Журавлевой (1964, 1974, 1990). Хорошо сохранившаяся раковина *Actinoceras* sp. происходит из коллекции, собранной Е.А.Ивановой (Палеонтологический институт РАН).

Изучение химического и минералогического состава камерных отложений в этих

раковинах, осуществленное с помощью рентгеновского анализатора «Link» (модель 860, серия II) при участии Л.Т.Протасевича (Палеонтологический институт РАН), позволило установить высокое содержание в них фосфора и кальция. Судя по соотношению этих элементов (рис. 1), можно предположить, что камерные отложения частично за-

мещены апатитом. Известно, что внутреннее строение и микроструктура раковины не претерпевают больших нарушений при по- смертном замещении фосфатами арагонита, секретлируемого головоногими моллюсками. В ископаемых раковинах фосфаты дают также псевдоморфозы по органическим образованиям (Годовиков, 1975). Примером этого могут служить нередко встречающиеся у аммоноидей фосфатизированные конхиолиновые сифонные трубки и органические сифонные мембраны (Шульга-Нестеренко, 1926). У изученных псевдортоцерид имели место псевдоморфозы апатита по первично органическим образованиям камерных и внутрисифонных отложений и фрагментам мягкой камерной ткани. Фосфатизация обеспечила хорошую сохранность внутреннего строения изученных раковин, что позволило выявить с помощью СЭМ неизвестные ранее черты строения псевдортоцерид и актиноцерид.

Камерные отложения, выполнявшие в жизни моллюска функцию стабилизатора раковины в горизонтальном положении вентральной стороной вниз, присущи преимущественно формам с длинноконической раковинной. В короткоконических и свернутых раковинах камерные отложения встречаются редко и не достигают больших объемов. В эволюции цефалопод камерные отложения появились рано. Вполне сформировавшиеся, довольно массивные камерные отложения были развиты у раннеордовикских эллемероцерид (семейства *Baltoceratidae*, *Protocycloceratidae*), у псевдортоцерид и диссидоцерид. Эти отложения обычны у актиноцерид и ортоцерид. У бактритоидей камерные отложения встречаются редко и чаще приурочены к начальной части раковины (Marès, 1979). Среди колеоидей они известны у белемнитов (Christensen, 1925; Jeletzky, 1966). Лишены камерных отложений раковины эндоцератоидей и аммоноидей. Отсутствие отложений в камерах длинноконических, часто очень крупных раковин эндоцератоидей объясняют тем, что функцию стабилизатора раковины у них выполняли массивные эндоконы широкого сифона.

В коротких, ширококонических раковинах дискосорид и онкоцерид камерные отложения редки и незначительны по объему. Еще более редки они в свернутых раковинах тарфицерид (раннеордовикский *Curto-ceras eatoni*) и наутилид (триасовый *Grypo-*

ceras obtusum). У литуитид, раковина которых свернута на ранних стадиях и прямая на более поздних, массивные камерные отложения присутствуют только в прямой части.

Исследование осуществлено при финансовой поддержке Международного научного фонда Дж.Сороса (грант M5G 000) и указанного фонда совместно с правительством РФ (грант M5G 300).

КРАТКИЙ ОБЗОР ИССЛЕДОВАНИЙ КАМЕРНЫХ ОТЛОЖЕНИЙ

Й.Барранд был первым, кто высказал мнение о прижизненном возникновении камерных отложений. В качестве доказательств он указал на следующие черты в их строении. 1. Камерные отложения образовались до того, как осадок проник в камеру. 2. У палеозойских цефалопод Богемии они обычно окрашены так же, как внутрисифонные отложения, образованные при жизни животного. 3. Они имеют неодинаковую поверхность и не всегда присутствуют на выпуклой поверхности септы. 4. Камерные отложения обычно неравномерно распределены в камере и чаще более обильны на одной ее стороне, чем на противоположной. 5. Они регулярно возрастают или уменьшаются в объеме вдоль раковины от камеры к камере. 6. Камерные отложения чаще развиты в раковинах с нецентральной положением сифона и более массивны на стороне, противоположной сифону. Барранд подчеркивал, что он наблюдал камерные отложения только в длинноконических раковинах и никогда в короткоконических и свернутых (Barrande, 1859). По его мнению, камерные отложения строились мантией заднего конца тела животного сперва на вогнутой поверхности только что построенной септы. Далее, тот же участок мантии тела, продвинувшегося на длину камеры, секретировал вначале камерные отложения, а на них следующую септу (Barrande, 1877). Подобные же предположения о способе образования камерных отложений высказывались позднее и другими авторами (Girty, 1915; Grabau, 1922 и др.). Многие крупные исследователи игнорировали камерные отложения, другие отмечали их присутствие, но не касались вопроса об их происхождении.

Идея о прижизненном возникновении камерных отложений постепенно получила

широкое признание, и дискуссия о камерных отложениях сместилась в сторону способа их секреции. К.Тейхерт (Teichert, 1935) первым обратил внимание на то, что камерные отложения образовывались в камерах фрагмокона, удаленных от жилой камеры, и выдвинул гипотезу о существовании в камерах какой-то ткани, секретировавшей камерные отложения. Эта идея нашла сторонника в лице Р.Х.Флауэра (Flower, 1939), предложившего для обозначения мягкой камерной ткани, выстилавшей, как он полагал, стенки камеры, термин «камерная мантия». Поверхность вновь построенной септы, по мнению Флауэра, была покрыта отслоившейся частью мантии заднего конца тела, которая ранее секретировала септу. Тело продвигалось вперед к месту строительства очередной септы, а оставшаяся на предыдущей септе часть мантии разрасталась и постепенно распространялась на адапикальную поверхность следующей септы. Она была связана с мягкими тканями сифона и снабжалась кровью через соединительное кольцо. Опираясь на то, что камерные отложения существовали у древних эллемероцератид и разновозрастных представителей многих ветвей цефалопод, Флауэр (Flower, 1955, 1964) полагал, что камерная мантия представляла архаичную черту головоногих, унаследованную от предков.

В связи с вопросом о способе образования камерных отложений особого внимания заслуживает работа А.Фишера и К.Тейхерта (Fischer, Teichert, 1969), в которой подробно рассмотрены история изучения камерных отложений, взгляды на их происхождение и изложены результаты изучения ортоцероидных цефалопод исключительно хорошей сохранности из верхнекаменноугольных асфальтов Бакгорна Южной Оклахомы. В результате анализа всех этих данных авторы пришли к разным выводам о способе образования камерных отложений в раковинах цефалопод. Первый автор подошел к решению проблемы, исходя из строения соединительных колец, которые, как он установил, были конхиолиновыми и не имели отверстий для прохождения через них из сифона в камеры мягких тканей или кровеносных сосудов. Фишер полагал, что камерные отложения возникали из экстрапаллиальной жидкости, секретлируемой сифоном и проникавшей в камеры через соеди-

нительные кольца, пористые на молекулярном уровне и не являвшиеся для нее барьером. Экстрапаллиальная жидкость, по его мнению, была близка по составу к крови моллюска и содержала органические и неорганические вещества, которые, поступая в камеры, полимеризовались в нерастворимые соединения типа конхиолина. Карбонатные отложения образовывались путем осаждения на эту органическую основу солей кальция и двуокиси углерода в виде кальцита или арагонита. Органическая основа контролировала минералогический состав и микроструктуру камерных отложений. Рост камерных отложений зависел от количества органического и неорганического вещества, поступавшего в камеры. Конфигурация камерных отложений определялась дифференциацией органической основы. Фишер считал, что предложенное им объяснение формирования камерных отложений носит универсальный характер и применимо ко всем группам головоногих, имевших камерные отложения. И тем не менее, он не мог не признать, что известные к тому времени следы каналов и сосудов на ядрах камер, например, у *Leurocycloceras* (Flower, 1941; Holland, 1965), свидетельствуют о присутствии в камерах мягкой ткани, секретировавшей эти отложения. По мнению Тейхерта, большинство фактов, которые были рассмотрены и обсуждены в их общей работе с Фишером, подтверждают его гипотезу о существовании в камерах мягкой ткани, секретировавшей известковые отложения, и для окончательного решения проблемы о способе их образования необходимо детальное изучение соединительных колец у всех групп цефалопод, в которых они развиты. Оба автора рассматриваемой работы сходятся во мнении, что у разных групп цефалопод камерные отложения, несущие функцию балласта, могли развиваться разными путями и являются скорее аналогами, а не гомологами.

Камерные отложения у ортоконических цефалопод, изученных Фишером и Тейхертом, состоят из волокнистого арагонита, волокна которого расположены перпендикулярно поверхности отложений и создают радиально-волокнистую структуру, местами переходящую в мамиллярную. Цветные полосы роста в отложениях обусловлены различным количеством содержащегося в них органического вещества. При этом количество орга-

нических примесей в одной и той же полосе на вентральной стороне больше, чем на дорсальной. Кроме того, оно возрастает в камере по мере роста отложений по направлению от стенки к сифону. В результате этого камерные отложения около сифона становятся рыхлыми и приобретают темно-коричневый цвет. Авторы напоминают, что Ш.Грегуар (Grégoire, 1962; Grégoire in Teichert, 1964; Grégoire, Teichert, 1965) с помощью электронного микроскопа обнаружил присутствие в этих отложениях сетчатых листочков конхиолина, сходного с конхиолином перламутра.

Как видно из всего вышеизложенного, решение проблемы происхождения камерных отложений непосредственно связано с изучением строения соединительных колец. Их изучение у ортоцерид и псевдортоцерид из асфальтов Бакгорна, осуществленное многими исследователями, привело к различным результатам. Так, по данным Х.Мутвея (Mutvei, 1972), тонкое соединительное кольцо у ортоцерид состоит, как и у современного наутилуса, из двух слоев: наружного конхиолинового и внутреннего призматического. Соединительные кольца у *Pseudorthoceras*, изученного Р.Хьюиттом (Hewitt, 1982), сложены также двумя слоями: наружным тонким спикульным и внутренним более толстым фосфатизированным, вероятно, органическим. По данным В.Блинда (Blind, 1988), соединительные кольца у изученных им *Orthoceras* sp., *Pseudorthoceras* sp. и *Kionoceras* sp. образованы двумя слоями: наружным тонким конхиолиновым проницаемым и внутренним обызвествленнным непроницаемым.

Особый интерес представляют данные, недавно опубликованные Мутвеем (Mutvei, 1997). Автором изучено строение стенки сифона у актиноцерид различного таксономического и стратиграфического положения, происходящих из разных местонахождений. Установлено, что у раннеордовикского *Adamsoceras holmi* (Troedsson, 1926) из ормоцератид соединительные кольца состоят из двух слоев: наружного очень тонкого сферулито-призматического и внутреннего толстого, сложенного тонкими ламеллами и пронизанного многочисленными поперечными порами. Такой же пористый внутренний слой был обнаружен в соединительных кольцах силурийской формы *Huroniella* sp. из семейства Huroniidae и у *Rayonnoceras solidiforme* Cronquist, 1926, принадлежащего к семейству Carbactinoceratidae из миссисипия Арканза-

са. У *Eushantungoceras pseudoimbricatum* (Barrande, 1870) из армоцератид поры были обнаружены только в контактном слое. Автор полагает, что поры в соединительных кольцах у этой формы были слишком мелкими и поэтому не обнаружены.

Сравнивая строение соединительных колец у *A. holmi* и у нынеживущего *Nautilus*, Мутвей приходит к заключению, что эти структуры являются гомологами. Наружный сферулито-призматический слой у них имеет одинаковое строение и местоположение. Внутренний проницаемый конхиолиновый слой у наутилуса является продолжением перламутрового слоя септального некка, хотя и модифицированным. Известковые ламеллы внутреннего слоя соединительного кольца *A. holmi* - прямое продолжение перламутровых ламелл септального некка, и этот слой соответствует конхиолиновому слою соединительного кольца наутилуса. Многочисленные поры, пронизывающие этот слой у актиноцерид, обеспечивали хорошую проницаемость колец для камерной жидкости. У *Eushantungoceras* эту функцию нес очень толстый контактный слой.

ОПИСАНИЕ МАТЕРИАЛА

Изученные фаменские псевдортоцериды принадлежат двум семействам - Pseudorthoceratidae и Pseudactinoceratidae, двум родам и четырем видам.

Arpaoceras raphaeli Zhuravleva, 1962

Голотип этого вида представляет фрагмент ядра прямой раковины, состоящий из четырех камер (табл. I, фиг. 1). На вентральной стороне эндосифонные отложения занимают половину ширины сифона, камерные отложения заполняют всю камеру, а на дорсальной стороне те и другие находятся на первых стадиях своего роста.

Септы и септальные некки не сохранили свою первоначальную микроструктуру. На адапикальной поверхности септ лежит тонкий слой фосфатизированной органической ткани, который продолжается на наружную поверхность септального некка, где он перекрывается наружным органическим слоем адапикального соединительного кольца (табл. II, фиг. 1a; табл. III, фиг. 1a). Наружный край некка заострен.

Соединительные кольца показывают три слоя: относительно тонкие фосфатизированные органические наружный и внутренних и толстый, возможно, частично минерализованный средний (табл. III, фиг.1а, 1б). На вентральной стороне соединительные кольца в свободной их части сохранились только в виде наружного органического слоя (табл.II, фиг.1а, 1в, 1г).

Контактный слой, пронизанный поперечными порами, начинается на адоральной поверхности септы, вблизи форамена, и заканчивается на краю септального нека; на него ложится наружный органический слой соединительного кольца (табл.II, фиг.1а, 1в, 1г; табл.III, фиг.1а).

Внутрисифонные отложения в каждом сегменте состоят из трех отдельных аннулюсов, разделенных узкими щелями. Средняя щель находится на уровне контакта эпи- и гипосептальных камерных отложений (табл.I, фиг.1а; табл.III, фиг.1в). Каждый аннулюс сложен тонкими, нечетко разграниченными волнистыми слоями, иногда образующими серию узких складок, обращенных вершинами к соединительному кольцу. Местами фосфатизированные слои аннулюсов вплотную прилегают к внутреннему органическому слою соединительного кольца и показывают структуру, неотличимую от таковой известковых слоев (табл.III, фиг.1б). Микроструктура известковых аннулярных отложений губчато-пористая (табл.III, фиг.1г, 1д).

В камерах изученной раковины, помимо мурально-эписептальных, гипосептальных отложений и циркулюсов, имеются отложения, развитые вокруг сифона и вплотную прилегающие к свободной части соединительного кольца. По структуре они отличаются от эпи- и гипосептальных отложений. Для них мы предлагаем здесь термин «перисифонные отложения». Все камерные отложения содержат многочисленные, различные по форме фосфатизированные остатки органических тканей.

Мурально-эписептальные и гипосептальные отложения показывают очень тонкую слоистость, параллельную септам. Местами в них содержатся тонкие фосфатизированные мембраны, параллельные слоям, а также довольно крупные участки, по-видимому, фосфатизированных камерных отложений. Они состоят из ровных продольных

рядов агрегатов фосфата кальция, вероятно, апатита, параллельных слоям отложений. В одном из фрагментов отчетливо видно, что эти ряды являются прямым продолжением слоев известковых отложений. В другом фрагменте, в его верхней и нижней частях, видны довольно крупные поперечные морщины (табл.II, фиг.1в; табл.V, фиг.1а, 1д).

Перисифонные отложения сложены сферулитами, которые, подобно пузырькам, появляются на поверхности эпи- и гипосептальных отложений и, перекрывая друг друга, распространяются в сторону сифона. Они состоят из удлиненных, радиально расходящихся структур, пронизанных многочисленными порами, почти полностью лишены фосфатизированных участков внутри, но несут на выпуклой поверхности, обращенной к сифону, тонкую фосфатизированную органическую мембрану (табл.II, фиг.1в; табл.IV; табл.V, фиг.1а).

Циркулюсы, как и перисифонные отложения, сложены сферулитами (табл.II, фиг.1а-г), которые иногда сменяются известковыми слоями и блоками разной формы, размеров и ориентации по отношению к септе, между которыми сохранились тонкие фосфатизированные мембраны, образующие различной формы решетки и другие структуры. На заостренном наружном крае септального нека такие мембраны, расходясь, образуют кустик (табл.II, фиг.1а, 1б; табл.V, фиг.1а; табл. VI). Под оптическим микроскопом эти мембраны имеют вид скопления темно-коричневых нитей, выделяющихся на светло-желтом фоне перисифонных отложений.

На вентральной стороне каждой из трех адапикальных камер видны три небольших структуры округлых, овальных или линзовидных очертаний. Они свободны от камерных отложений и расположены на уровне контакта эпи- и гипосептальных отложений в одних и тех же местах: одна, наиболее крупная - вблизи сифона, в перисифонных отложениях, вторая - примерно посередине линии контакта эпи- и гипосептальных отложений и третья - вблизи перехода эписептальных отложений в муральные. По-видимому, была еще одна подобная структура в наружном адоральном углу камеры, которая просматривается в первой и третьей снизу камерах. Один из следов сосудов виден в

тангенциальном сечении раковины на контакте эпи- и гипосептальных отложений (табл. XIII, фиг. 1). Закономерное расположение этих структур, лишенных камерных отложений, позволяет считать их рассеченными поперек и под углом трубчатыми полостями, в которых проходили кольцевые или полукольцевые кровеносные сосуды мягкой ткани, находившейся в камере. Внутренняя поверхность этих полостей покрыта тонким слоем фосфатизированной органической ткани, которая образует чехлики на вершинах призматических известковых кристаллов последнего слоя, окружавшего полость (табл. I, фиг. 1; табл. II, фиг. 1в; табл. IV). Подобные чехлики эта ткань образовывала также на кристаллах передних слоев эпи- и гипосептальных камерных отложений (табл. VIII, фиг. 1б, 1в). Помимо указанных следов сосудов, по-видимому, находившихся в мягкой камерной ткани на последних стадиях ее роста, в толще эпи- и гипосептальных отложений на разных уровнях наблюдаются довольно многочисленные, менее отчетливые следы сосудов, возможно, сохранившиеся от предыдущих стадий роста камерной ткани (табл. II, фиг. 1в). В тангенциальном сечении на уровне контакта эпи- и гипосептальных отложений виден сосуд, у которого, по-видимому, фосфатизирована стенка (табл. XIII, фиг. 1)

Arpaceras? opertum Zhuravleva, 1990

Изученный образец (голотип) является фрагментом ядра прямой раковины из 11 камер (табл. I, фиг. 2). Сифон состоит из сегментов почти сферической формы.

Септы, возможно, утолщающиеся к форамену, лишь местами сохранили перламутровую микроструктуру (табл. XII, фиг. 1а). Септальные нежки имеют узкий брим, наружный край которого заострен.

Соединительные кольца тонкие, сохранившиеся только в виде наружного слоя, иногда прерывистого, возможно, на местах пор. К ним вплотную примыкают тонкие фосфатизированные органические мембраны, сохранившиеся как во внутрисифонных, так и в камерных отложениях (табл. IX, X, XII).

Контактный пористый слой сохранился лишь на небольшом участке (табл. XII, фиг. 1а).

Внутрисифонные отложения состоят не менее, чем из трех аннулюсов, которые

на вентральной стороне почти сомкнулись, оставив местами лишь узкую срединную щель на уровне контакта эпи- и гипосептальных отложений (табл. IX, фиг. 1а). Аннулюсы сложены тонкими, невнятными, частично фосфатизированными слоями. На их поверхности сохранился тонкий слой фосфатизированной органической ткани.

Камерные отложения, мурально-эписептальные, гипосептальные и перисифонные, на вентральной стороне заполняют камеру, а циркулюсы здесь недостаточно четко обособлены и являются продолжением перисифонных отложений. На дорсальной стороне все эти отложения находятся лишь на первых стадиях своего роста. Мурально-эписептальные и гипосептальные отложения по структуре не отличаются от внутрисифонных отложений. Между слоями местами сохранились тонкие фосфатизированные мембраны, часто волнистые или извилистые (табл. IX, X, XIII, фиг. 2). На дорсальной стороне поверхность эпи- и гипосептальных отложений покрыта тонким слоем фосфатизированной органической ткани (табл. XII, фиг. 1а).

Перисифонные отложения образованы почти полностью известковыми сферулитами, несущими на выпуклой поверхности тонкий слой фосфатизированной органической ткани. Выпуклой поверхностью сферулита обращены в разные стороны (табл. IX, фиг. 1а; табл. X, фиг. 1а). На дорсальной стороне эписептальный циркулюс обособлен достаточно четко (табл. XII, фиг. 1а).

Следы сосудов, сохранившиеся в камерных отложениях на вентральной стороне, расположены закономерно: один, крупный - в перисифонных отложениях, против средней щели между внутрисифонными аннулюсами, другой, меньший - в наружном, адоральном углу, между муральными и гипосептальными отложениями. Они различны по форме поперечного сечения и обычно окружены многочисленными, тесно расположенными, тонкими известковыми слоями, а изнутри покрыты слоем фосфатизированной органической ткани, образующей чехлики на вершинах кристаллов последнего известкового слоя (табл. IX, X). В некоторых камерах, помимо упомянутых выше следов, на разных уровнях эпи- и гипосептальных отложений имеются менее отчетливые следы сосудов (табл. IX, фиг. 1б; табл. X).

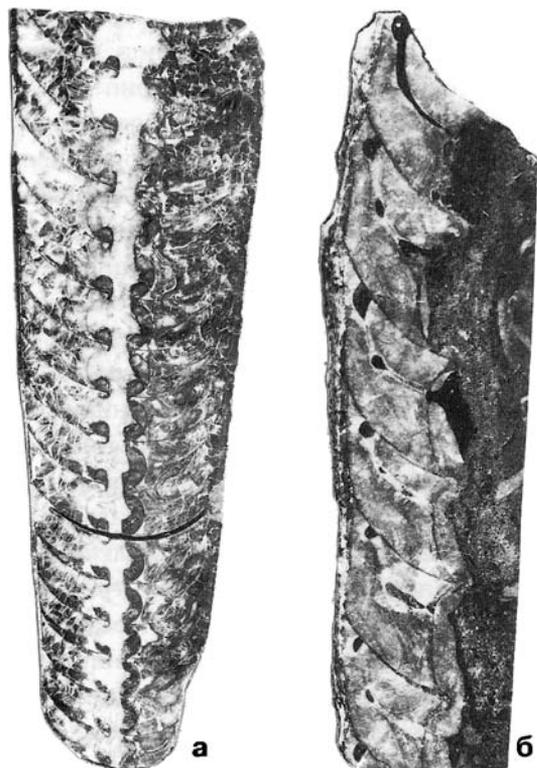


Рис. 2. Медиальные сечения фрагмоконов псевдортоцерид; а - *Arpaoceras patens*; голотип - ПИН, экз. № 1336/139 (х 1,5); Армения, правый берег р.Арпа, в 1,2 км к востоку от скалы Теджаймат; верхний фамен, зона *Euchondrospirifer ghorensis* - *Cyrtospirifer pamiricus*; б - *Paramooreoceras definitum* - экз. ПИН, № 1336/46 (х5); на линии контакта мурально-эписептальных и гипосептальных камерных отложений видны следы кровеносных сосудов; правобережье р.Арпа, ниже с.Данзик; нижний фамен, зона *Mesoplica meisteri*.

Arpaoceras patens Zhuravleva, 1990

С помощью СЭМ изучен голотип, представленный фрагментом гладкой, прямой раковины из 22 камер. Сифон с диаметром около 1/3 диаметра фрагмокона состоит из сегментов, меняющихся в пределах образца от сферических до расширенных (рис.2а). Внутрисифонные отложения состоят из трех отдельных аннулюсов, которые на вентральной стороне смыкаются друг с другом много раньше, чем на дорсальной. Структура септ, септальных некков, соединительных колец, контактного слоя и внутрисифонных отложений осталась неизученной из-за недостаточно хорошей сохранности. Камерные отложения, мурально-эписептальные и гипосептальные, были слоисты-

ми, о чем свидетельствует направление тонких фосфатизированных мембран, содержащихся в их передних слоях (табл.XIV, фиг.1а-1в; табл.XV, фиг.1а). Перисифонные отложения сложены сферулитами, несущими на выпуклой поверхности слой фосфатизированной органической ткани. Эти отложения содержат тонкие извилистые органические мембраны и сложной формы структуры, состоящие из агрегатов фосфата кальция, весьма сходных по форме с находящимися рядом с ними известковыми кристаллами (табл.XV, фиг.1в, 1г). Мембраны камерных отложений местами находятся в тесном контакте с соединительным кольцом (табл. XIV, фиг.1г). В перисифонных камерных отложениях двух камер обнаружены следы кровеносных сосудов мягкой камерной ткани. Один из них расположен вблизи сифона и тесно окружен очень тонкими извилистыми фосфатизированными мембранами (табл.XIV, фиг.1а, 1б), а второй ограничен выпуклыми передними поверхностями пяти сферулитов (табл.XV, фиг.1а, 1б).

Paramooreoceras definitum Zhuravleva, 1990

С помощью СЭМ изучен один фрагмент ядра, состоящий из 8 камер, потерявший снаружи.

Септы, не сохранившие перламутровой структуры, с обеих сторон выстланы тонким фосфатизированным органическим слоем.

Соединительные кольца состоят из трех слоев, не показывающих четких границ: толстого, более темного, возможно, минерализованного среднего и относительно тонких фосфатизированных наружного и внутреннего. Структура среднего слоя неясна (табл.XVI; табл.XVII, фиг.1б, 1в). Соединительное кольцо начинается на адоральном септальном некке, где оно наружным слоем ложится на наружную вогнутую поверхность некка, а внутренним слоем - на септальный некк изнутри, недалеко от его края, и далее, протягиваясь через всю камеру, ложится на контактный слой предыдущего некка и заканчивается на его крае. Средний слой как бы продолжает септальный некк, при этом, вероятно, приобретая иную структуру. Прерывистый наружный органический слой соединительного кольца, возможно, был пористым (табл.XVI, фиг.1а, 1б).

Контактный слой, расположенный между частью септы и септальным некком с

одной стороны и соединительным кольцом с другой, пронизан многочисленными поперечными порами, содержащими внутри диафрагмы (табл. XVI; табл. XVII, фиг. 1а). Без видимой границы он переходит в эписептальный циркулюс.

Внутрисифонные отложения на вентральной стороне сильнее развиты, чем на дорсальной. Они появляются в септальном форамене и растут быстро вперед и медленнее назад, сливаясь друг с другом на уровне верхней трети длины камеры. На дорсальной стороне аннулюсы в их поперечном сечении имеют шлемовидные очертания (табл. XVI, фиг. 1а, 1б). Они сложены тонкими, слабоволнистыми, нечетко разграниченными слоями, в которых местами видны мелкие поперечные элементы. Слои в целом пересечены нерегулярными ломаными структурами, напоминающими трещины (табл. XVII, фиг. 1в). Местами в аннулюсах содержатся фосфатизированные слои, вплотную примыкающие к соединительному кольцу (табл. XVII, фиг. 1б, 1в).

Камерные отложения, как и внутрисифонные, развиты преимущественно на вентральной стороне, где различаются мурально-эписептальные и гипосептальные отложения. Местами в эписептальных отложениях сохранились фосфатизированные фрагменты, показывающие их слоистую структуру (табл. XVII, фиг. 1г). Все камерные отложения перекристаллизованы. Поэтому не удалось выяснить, были ли развиты перисифонные отложения.

На вентральной и дорсальной сторонах развиты эпи- и гипосептальные циркулюсы, которые без четкой границы продолжают в контактный слой. Они состоят из отдельных блоков с округлой поверхностью, на которой сохранились фосфатизированные мембраны. На поверхности последнего слоя лежит тонкий слой фосфатизированной органической ткани, образующей чехлики на вершинах кристаллов, слагающих блоки (табл. XVI, фиг. 1в). Следы сосудов на описанном образце из-за перекристаллизации камерных отложений прослеживаются с трудом, но достаточно четко видны на другом образце (рис. 2б). В большинстве камер у этого образца хорошо видны два следа сосудов: один - в месте перехода муральных отложений в эписептальные, а второй - в верхнем наружном углу камеры, между муральными и гипосептальными отложениями, чаще у самой септы. Во второй снизу

камере виден еще один след сосуда около сифона, на уровне границы между внутрисифонными аннулюсами. На этом образце эпи- и гипосептальные отложения также показывают слоистое строение.

Actinoceras sp.

Изученный образец - фрагмент адапикальной части прямой, довольно крупной, частично фосфатизированной раковины с широким сифоном, состоящим из выпуклых нуммулоидальных сегментов.

Септы лишь местами сохранили перламутровую микроструктуру. Септальные нежки циртохоанитовые, короткие, с широким бримом, наружный край которого заострен и отогнут назад (табл. XIX, фиг. 1а, 1д, 1е).

Соединительные кольца состоят из трех четко разграниченных слоев: тонких фосфатизированных, по-видимому, органических наружного и внутреннего и толстого среднего минерализованного. Они сохранились в виде отдельных фрагментов, показывающих кольцо, рассеченное под разными углами. Кольцо, разрезанное под прямым углом к его поверхности, прерывистое, где сохранились только межпоровые участки и мелкие обрывки наружного фосфатизированного органического слоя (табл. XXI, фиг. 1а). В косом сечении кольцо кажется более толстым, «волнистым», и поры в нем имеют вид арок, окаймленных, как и промежуток между ними, наружным органическим слоем (табл. XXI, фиг. 1б-1г).

Средний минерализованный слой в разных фрагментах показывает разную микроструктуру. В одном случае в косом сечении его структура отдаленно напоминает сферулито-призматическую (табл. XXI, фиг. 1в-д), в других, где кольцо разрезано под прямым углом к его поверхности, средний слой показывает тонкую слоистость, где слои параллельны его поверхности (табл. XVIII, фиг. 1а, 1г; табл. XIX; табл. XX, фиг. 1а). Местами в среднем слое кольца между тонкими слоями сохранились мелкие поперечные структурные элементы (табл. XIX, фиг. 1в, 1г). Характер сочленения соединительного кольца с септальным нежком установить не удалось.

Контактный слой с многочисленными поперечными порами довольно толстый, начинается на септе вблизи септального форамена и протягивается до самого края сеп-

тального некка. Граница между ним и эписептальным циркулюсом не вполне ясна (табл.ХІХ).

Внутрисифонные отложения показывают концентрическую полосчатость, где длинные игольчатые кристаллы арагонита расположены перпендикулярно поверхности полос. Поверхность внутрисифонных аннулюсов и периспятиальных отложений покрыта тонким слоем фосфатизированной органической ткани. Местами в интераннулюсах наблюдаются «гроздьи» из агрегатов фосфата кальция (табл. ХVІІІ).

Камерные отложения, мурально-эписептальные, гипосептальные и циркулюсы, более развиты на вентральной стороне. Из них сохранили свою структуру только последние. Эпи- и гипосептальные циркулюсы содержат остатки фосфатизированной мягкой камерной ткани, образующей сложной формы складки, которые показывают перистое расположение слагающих их мелких структурных элементов. Складки ткани пронизаны многочисленными порами (табл.ХІХ, фиг.1д; табл.ХХ).

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ ИЗУЧЕНИЯ

Определение химического состава камерных отложений изученных позднедевонских псевдортоцерид Южного Закавказья с помощью рентгеновского анализатора «Link» показало высокое содержание в них кальция, фосфора и натрия (см.рис.1). Большое количество фосфатизированных органических остатков в камерах фрагмонта указывает на такие условия фоссилизации раковин, при которых находящаяся в камерах мягкая ткань служила источником ионов фосфора и углерода, высвобождавшихся при ее разложении. Перераспределение этих ионов приводило к образованию фосфата кальция, по-видимому, апатита, замещавшего арагонит, секретированный головоногим моллюском.

Как видно из приведенных выше детальных описаний раковин позднедевонских псевдортоцерид и среднеордовикского актиноциерида, изучение их в сканирующем электронном микроскопе позволило выявить многие, ранее неизвестные черты их внутреннего строения.

Псевдортоцериды. Наличие сохранившейся перламутровой микроструктуры

септ и септальных некков во многих раковинах; хотя и на небольших участках, позволяет думать, что и другие внутренние части раковин не претерпели существенных изменений. Тонкие фосфатизированные слои, выстилающие септы с обеих сторон, а также наружную вогнутую поверхность некка, свидетельствуют о присутствии в камерах органической ткани. Форма наружного края септального некка у видов разных родов различна, что, по-видимому, говорит о разных способах сочленения некка с соединительным кольцом. Так, например, у *Agraceras raphaeli* (табл.ІІ, фиг.1а, 1в, 1г; табл.ІІІ, фиг.1а) наружный край некка заострен, а у *Paramooreoceras definitum* край некка округлый (табл.ХVІ, фиг.1а, 1б).

Соединительные кольца у псевдортоцерид состоят из трех слоев, не всегда четко разграниченных: толстого среднего, более темного, возможно, частично минерализованного, и тонких фосфатизированных органических слоев - наружного и внутреннего (табл.ІІІ, фиг.1а, 1б; табл.ХVІІ, фиг.1б, 1в). Соединительные кольца пронизаны довольно крупными порами, которые в косом сечении кольца имеют вид глубоких арок, захватывающих наружный и большую часть среднего слоя (табл.ІІІ, фиг.1а, 1б). В свободной части соединительные кольца обычно сохраняют только наружный органический слой, хотя на протяжении септального некка прослеживаются обычно все три слоя. Этот наружный слой кольца на вогнутой наружной поверхности некка ложится на тонкий органический слой, покрывающий септу с выпуклой стороны, что показывает на его более позднее появление по сравнению с первым.

Здесь, считаем, уместно вспомнить результаты предыдущих исследований соединительных колец у псевдортоцерид и ортоцерид из верхнекаменноугольных асфальтов Бакгорна. У форм, изученных Х.Мутвеем (Mutvei, 1972), соединительное кольцо состоит из двух слоев: наружного конхиолинового и внутреннего призматического. У *Pseudorthoceras*, который был изучен Р.Хьюиттом (Hewitt, 1982), в двухслойном соединительном кольце наружный слой тонкий спиккулярный, а внутренний - толстый органический. В.Блинд (Blind, 1988) характеризует соединительное кольцо ортоцерид как двухслойное, в котором наружный слой тонкий конхиолиновый, а внутренний -

обызвествленный непроницаемый. А. Фишер и К.Тейхерт (Fischer, Teichert, 1969) определяют соединительные кольца псевдортоцерид из асфальтов Бакгорна как тонкие сегменты, состоящие из темно-коричневого органического вещества, необызвествленные и не обнаруживающие никаких признаков регулярной пористости.

Как видим, изучение строения соединительных колец привело исследователей к разным результатам. Это наводит на мысль о том, что в вышеуказанных случаях кольца сохранились неполностью и показывают не аналогичные слои. Все это говорит о необходимости продолжения подобных исследований по материалам лучшей сохранности.

Контактный слой, расположенный между частью септы и септальным нечком с одной стороны и соединительным кольцом с другой, пронизан многочисленными поперечными порами. Поры его выстланы изнутри фосфатизированной органической тканью и содержат тонкие парные поперечные диафрагмы (табл. XVII, фиг. 1а). Этот слой практически связывает полость сифона с полостью камеры и, по-видимому, является местом, где происходил обмен между ними жидкостью и газом, так как трудно представить, что через этот слой могли проходить сосуды или нервы из сифона в камеру. Со стороны камеры к контактному слою без видимой границы примыкает эписептальный циркулюс, с появлением которого связь камеры с сифоном в этом месте, вероятно, прекращалась (табл. XVI).

Внутрисифонные аннулярные отложения сложены очень тонкими, не вполне четко разграниченными слоями, волнистыми или иногда образующими узкие складки, почти перпендикулярные поверхности соединительного кольца (табл. III, фиг. 1б). В других местах слои, слагающие аннулюсы, параллельные их поверхности, пересечены нерегулярными ломаными радиальными структурами, напоминающими трещины (табл. XVII, фиг. 1б, 1в). Иногда в этих отложениях содержатся участки фосфатизированной мягкой ткани сифона, тесно связанные с внутренним органическим слоем соединительного кольца (табл. III, фиг. 1а, 1б; табл. XVI, фиг. 1а, 1б; табл. XVII, фиг. 1б, 1в). По структуре они не отличаются от фосфатизированных остатков органической ткани, сохранившихся в камерных отложениях.

Камерные отложения псевдортоцерид, мурально-эписептальные, гипосептальные, перисифонные и циркулюсы, содержат в большом количестве остатки фосфатизированной органической ткани в самых различных формах, состоящие из агрегатов мелких зерен апатита (см. описания). Мурально-эписептальные и гипосептальные отложения состоят из очень тонких, нечетко разграниченных слоев, параллельных септам. Эта слоистость особенно отчетливо видна на границах больших фосфатизированных участков камерных отложений, где видно, что ровные продольные ряды агрегатов из мелких зерен апатита являются прямым продолжением известковых слоев, слагающих эти отложения. Один из таких фрагментов в своих верхней и нижней частях образует поперечные морщины, что, вероятно, говорит о морщинистости мягкой камерной ткани в этом месте, секретировавшей эти отложения (табл. II, фиг. 1в; табл. V). Структура мурально-эписептальных и гипосептальных камерных отложений не отличается от таковой внутрисифонных отложений, секретированных мягкой сифонной тканью, что свидетельствует о том, что и камерные отложения являются продуктом мягкой ткани. Перисифонные отложения, не известные пока у других цефалопод, имеют структуру, непохожую на таковую эпи- и гипосептальных отложений. Слагающие их сферулиты возникают на поверхности эпи- и гипосептальных отложений подобно пузырям, которые, перекрывая друг друга, продвигаются в сторону сифона, а иногда и до наружной поверхности септального нечка. Сферулиты в отличие от других отложений содержат меньшее количество фосфатизированных остатков органической ткани. Только на их выпуклой передней поверхности сохранился тонкий слой фосфатизированной, возможно, мягкой ткани (табл. II, фиг. 1б-1г; табл. VII). В камерных отложениях имеются закономерно расположенные трубчатые полости, сохранившиеся в местах, где проходили кровеносные сосуды мягкой ткани, связывавшие ее с мягкой тканью сифона. При этом такие полости, следы сосудов, расположенные в наружном адоральном углу камеры, между муральными и гипосептальными отложениями, обычно относительно узкие и окружены многочисленными слоями известковых камерных отложений. Напро-

тив, следы сосудов, располагавшихся в перисифонных отложениях, широкие, менее четко оформленные. Это показывает, что камерные отложения начинали формироваться вблизи наружного адорального угла камеры на вентральной стороне и, послойно нарастая, постепенно продвигались на дорсальную сторону, а также в сторону сифона и к середине камеры (табл.II, фиг.1в; табл.IX, X). В некоторых широких следах сосудов расположены несколько узких полостей, оставшихся от более мелких сосудов (табл. XI, фиг.1б, 1в). Все следы сосудов выстланы изнутри тонким слоем фосфатизированной мягкой ткани, нижняя поверхность которой передает рельеф последнего известкового слоя. Такой же слой покрывает поверхности всех передних слоев эпи- и гипосептальных отложений в местах, где они еще не контактируют друг с другом. В этих случаях он часто образует на вершинах призматических известковых кристаллов чехлики, несущие иногда на наружной поверхности скульптуру из волнистых ребрышек (табл.VIII, фиг.1а). Иногда ребристая скульптура видна и на внутренней поверхности подобных чехликов (табл.VIII, фиг.1в).

Итак, такие черты внутреннего строения изученных раковин псевдортоцерид, как следы сосудов, сохранившиеся в камерных отложениях, поры в соединительных кольцах, через которые сосуды могли проходить из сифона в камеры, одинаковая структура камерных мурально-эписептальных и гипосептальных отложений и внутрисифонных отложений, остатки фосфатизированной мягкой ткани, лежащей на поверхности всех передних известковых слоев камерных и внутрисифонных отложений, наличие перисифонных отложений, состоящих из сферулитов, имеющих сложную структуру, неопровержимо доказывают существование в камерах этих цефалопод мягкой ткани, которая и секретировала камерные отложения.

Актиноцериды. У *Actinoceras* sp. местами хорошо сохранилась перламутровая микроструктура септ, позволяющая предположить, что и другие внутренние части раковины не претерпели больших изменений. Соединительные кольца у этой формы состоят из трех четко разграниченных слоев: тонких органических наружного и внутреннего и толстого среднего, сложенного тонкими, параллельными поверхностями,

пластинами (табл.XIX, фиг.1а, 1д, 1е; табл.XXI, фиг.1а; 1в-1д), между которыми расположены мелкие поперечные структурные элементы (табл. XIX, фиг.1б-1г). Соединительные кольца пронизаны крупными поперечными порами, расположенными более или менее равномерно (табл.XXI). Средний слой соединительного кольца обнаруживает сходство с ламеллярным слоем соединительных колец, описанных Мутвеем (Mutvei, 1997) у четырех видов актиноцерид. Однако эти слои различаются характером пор - более узких и извилистых у видов, изученных Мутвеем. В целом соединительные кольца у рассматриваемых форм отличаются числом слоев. Так, у раннеордовикского *Adamsoceras holmi*, кроме ламеллярного, имеется только один наружный сферулито-призматический слой и нет аналога внутреннего органического слоя, имеющегося у нашего актиноцераса. В соединительных кольцах трех других видов, описанных Мутвеем, обнаружен только один слой - ламеллярный. Соединительное кольцо у *Adamsoceras cf. isabellae* было изучено Флауэром в шлифе, а не в СЭМ, что затрудняет сравнение с ним колец у рассматриваемых форм (Flower, 1964, с.14, табл.2, фиг.8). Однако нам кажется возможным интерпретировать это кольцо как трехслойное. Толстый слой, пронизанный многочисленными поперечными порами (как полагал сам автор), расположен между тонкими наружным и внутренним слоями, причем последний из них начинается на внутренней поверхности септального некка. Между септальным некком и соединительным кольцом у *A. cf. isabellae* расположен относительно тонкий пористый контактный слой.

Контактный слой у *Actinoceras* sp. относительно толстый и протягивается между частью септы с септальным некком и соединительным кольцом из сифона в камеру, где без явственной границы переходит в эписептальный циркулюс. С образованием последнего связь камеры с сифоном в этом месте, по-видимому, прекращалась. Этот слой пронизан поперечными порами, которые выстланы внутри тонким слоем фосфатизированной органической ткани. У изученных Мутвеем видов актиноцерид толстый контактный слой с узкими порами обнаружен только у силурийского *Eushantungoceras pseudoimbricatum*. У *A. holmi* на внутренней поверхности некка, то есть на месте контакт-

ного слоя, лежит тонкий призматический слой. У силурийской *Huroniella* sp. и позднекаменноугольного *Rayonnoceras solidiforme* контактный слой не обнаружен или отсутствует. У *Actinoceras* sp. камерные отложения перекристаллизованы и остались неизученными за исключением циркулюсов, в которых сохранились фосфатизированные остатки мягкой камерной ткани, образующей здесь сложной формы складки. Мелкие структурные элементы, слагающие складки, имеют перистое расположение. Складки несут в себе многочисленные поры.

На основании полученных нами и литературных данных можно сделать вывод, что у актиноцерид в камерах находилась мягкая ткань, которая секретировала камерные отложения. Она была связана с тканью сифона кровеносными сосудами, проходившими через поры в соединительных кольцах. Связь сифона с камерами осуществлялась также через пористый контактный слой.

ВЫВОДЫ

1. В камерах изученных позднедевонских псевдортоцерид и среднеордовикского актиноцериды находилась мягкая ткань, которая секретировала известковые камер-

ные отложения. Фосфатизированные остатки этой ткани сохранились в камерных отложениях.

2. Мягкая камерная ткань была связана с тканью сифона. По мнению первого автора, через поры в соединительных кольцах проходили кровеносные сосуды и, возможно, нервы. Следы кровеносных сосудов сохранились в камерных отложениях псевдортоцерид в форме трубчатых полостей, окруженных слоями этих отложений.

3. Обмен жидкостью и газом между сифоном и камерами происходил, по-видимому, через пористый контактный слой, расположенный между частью септы и септальным нечком с одной стороны и соединительным кольцом с другой.

4. У псевдортоцерид, помимо слоистых мурально-эписептальных и гипосептальных отложений, были развиты перисифонные отложения, состоящие из пористых сферулитов, которые могли вплотную примыкать к соединительному кольцу.

Итак, в результате проведенных исследований установлено существование в камерах фрагмокона мягкой ткани, секретировавшей известковые отложения, у цефалопод двух отрядов - Pseudorthocerida и Actinocerida, принадлежащих к разным надотрядам - Orthoceratoidea и Actinoceratoidea.

ЛИТЕРАТУРА

- Балашов З.Г., Журавлева Ф.А. Отряд Orthoceratida // Основы палеонтологии. Моллюски - головоногие. I. М.: Изд-во АН СССР, 1962. С.82-93.
- Годовиков Р. Р. Минералогия. М.: Недра, 1975. 517 с.
- Журавлева Ф.А. *Arpaoceras* - актиноцероид из девона Армении // Палеонтол. журн. 1964. № 1. С.136-139.
- Журавлева Ф.А. Класс Cephalopoda. Головоногие // Атлас ископаемой фауны Армянской ССР. Девонская система. Ереван: Изд-во АН Армянской ССР, 1974. С.46-48.
- Журавлева Ф.А. Новые фаменские псевдортоцератиды (Cephalopoda) Южного Закавказья // Ископаемые головоногие: Пути эволюции и систематика отдельных групп. М.: Наука, 1990. С.28-35.
- Шульга-Нестеренко М.И. Внутреннее строение раковины артинских аммоноидей // Бюл. Моск. об-ва испыт. природы. Отд. геол. Нов. сер. 1926. Т.4. Вып.1-2. С.418-462.
- Barrande J. Depot organique dans les loges aeriennes des Orthoceres // Bull. Soc. géol.France.1859. V.16. P.828-856.
- Barrande J. Systeme Silurien du centre de la Boheme, premiere partie: Recherches paleontologiques. V.2. Classe des mollusques, ordre des cephalopodes. Pt.5. 1877. P.xx+743-1505.
- Blind W. Comparative investigations on the shell morphology and structure of *Nautilus pompilius*, *Orthoceras* sp., *Pseudorthoceras* sp., and *Kionoceras* sp. // Cephalopods - Present and Past. Stuttgart: Schweizerbart, 1988. P. 273-290.
- Christensen E. Neue Beiträge zum Bau der Belemniten // Neues Jahrb. Miner., Geol. und Paläontol. 1925. Bd.51. S.118-158.
- Fischer A.G., Teichert C. Cameral deposits in cephalopod shells // Pap. Paleontol. Contrib. Univ. Kansas. 1969. № 37. P.1-30.
- Flower R.H. Study of the Pseudorthoceratidae // Palaeontographica Americana. 1939. V.2. № 10. 219 p.
- Flower R.H. Revision and internal structures of *Leurocycloceras* // Amer. J. Sci. 1941. V.239. № 7. P.469-488.
- Flower R.H. Cameral deposits in orthoconic nautiloids // Geol. Mag.1955. V.42. № 2. P.89-103.
- Flower R. H. Nautiloid shell morphology // Mem. New Mexico Bur. Mines Resources. 1964. № 13. P.1-79.

- Girty G.H. Fauna of Wewoka Formation of Okla // Bull. U. S. Geol. Surv. 1915. № 544. 253 p.
- Grabau A.W. Ordovician fossils from Norths China // Palaeontologica sinica. Ser. B. 1922. V.1. P.1-127.
- Grégoire C. On submicroscopic structure of the *Nautilus* shell // Bull. Inst. roy. Sci. natur. Belg. 1962. T. 38. № 49. P.1-71.
- Grégoire C., Teichert C. Conchiolin membranes in shell and cameral deposits of Pennsylvanian cephalopods, Oklahoma // Oklahoma Geol. Notes. 1965. V.25. № 7. P.175-201.
- Hewitt R. A. On the connecting rings of the Pseudorthocerataceae (Carboniferous Cephalopoda) // J. Mollusc. Studies. 1982. V.48. P.374-375.
- Holland C.H. On the nautiloid *Leurocycloceras* from the Ludlovian of Wales and the Welsh Borderland // Palaeontology. 1965. V.7. Pt.4. P.525-541.
- Jeletzky J. A. Comparative morphology, phylogeny, and classification of fossil Coleoidea // Univ. Kansas Paleontol. Contrib. 1966. Mollusca. Art.7. P.1-162.
- Mapes R. H. Carboniferous and Permian Bactritoidea (Cephalopoda) in North America // Univ. Kansas Paleontol. Contrib. 1979. Art.64. P.1-75.
- Mutvei H. Ultrastructural studies on cephalopod shells. Part 2. Orthoconic Cephalopoda from the Pennsylvanian Buckhorn Asphalt // Bull Geol. Inst. Univ. Uppsala. New Ser. 1972. V.3. № 9. P.263-272.
- Mutvei H. Characterization of actinoceratoid cephalopods by their siphuncular structure / Lethaia. 1997. V.29. № 4. P.339-348.
- Teichert C. Structures and phylogeny of actinoceroid cephalopods // Amer. J. Sci. 1935. V.29. P.1-23.
- Teichert C. Morphology of hard parts // Treatise on invertebrate paleontology. Pt.K. Mollusca 3. Cephalopoda. Lawrence: Geol. Soc. Amer.; Univ. Kansas Press, 1964. P.K190-K216.

ФОТОТАБЛИЦЫ И ОБЪЯСНЕНИЯ К НИМ

Все фотографии, кроме помещенных на табл. I, сняты в СЭМ

Таблица I

Фиг. 1. *Arpaoceras raphaeli* Zhuravleva, 1962; голотип - ПИН, № 1336/3, медиальное сечение части фрагмокона (x 5); на вентральной стороне (справа) на уровне контакта мурально-эписептальных и гипосептальных отложений видны следы трех сосудов: один, наиболее крупный, расположен вблизи сифона, второй - примерно посередине камеры и третий - вблизи перехода муральных отложений в эписептальные; Армения, бассейн р. Арпа; верхний фамен.

Фиг. 2. *Arpaoceras ? opertum* Zhuravleva, 1990; голотип - ПИН, № 1336/131, медиальное сечение части фрагмокона (x 4); на вентральной стороне (справа) в каждой камере сохранилось по два следа сосудов: один - вблизи сифона, второй - в верхнем наружном углу камеры; Армения, р. Арпа, правый берег, у с. Данзик; верхний фамен, зона *Euchondrospirifer ghorensis* - *Cyrtospirifer pamiricus*.

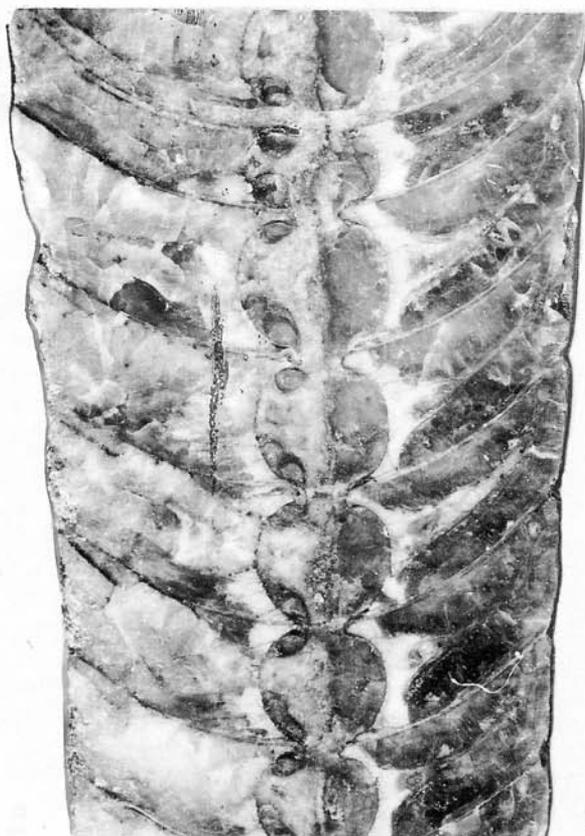
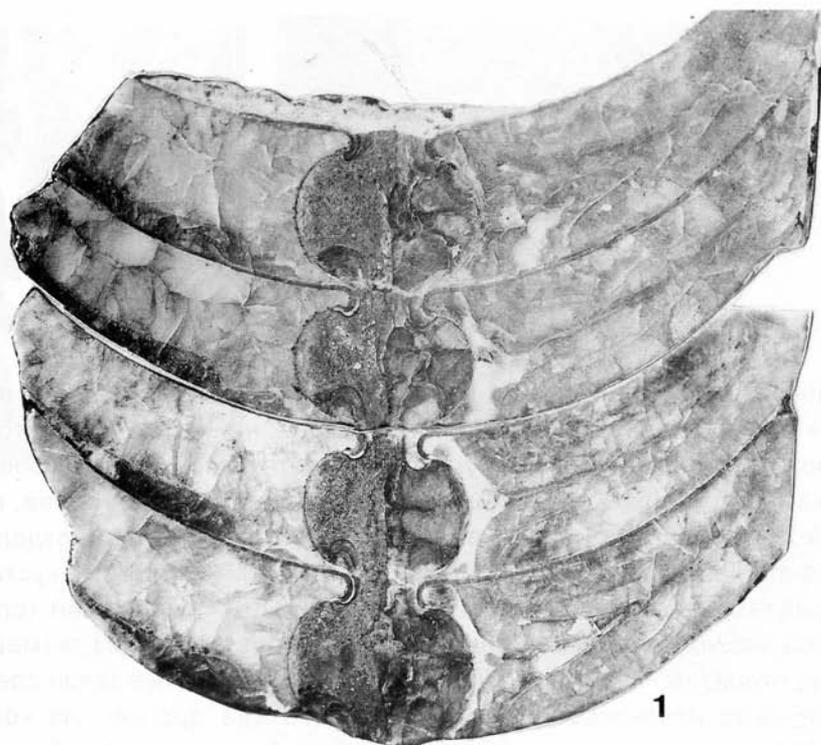


Таблица II

Фиг. 1. *Arpaoceras raphaeli* Zhuravleva, 1962; голотип - ПИН, № 1336/3; 1а - медиальное сечение части двух адапикальных камер в районе сифона: на вентральной стороне (справа) перисифонные отложения, сложенные сферулитами, вплотную примыкают к соединительному кольцу; в нижней камере гипосептальный циркулюс сменяется серией слоев, параллельных септе, а также блоков, различно ориентированных относительно септы и отделенных друг от друга тонкими фосфатизированными мембранами, образующими сложные кустики и решетки; 1б - увеличенная деталь фиг.1а - сферулиты перисифонных отложений (слева) и кустик мембран на краю септального некка; 1в - вентральная часть второй снизу камеры со следами сосудов в камерных отложениях: самый крупный из них расположен вблизи соединительного кольца, в сферулитовых перисифонных отложениях, а два других - на контакте между тонкослоистыми эпи- и гипосептальными отложениями; 1г - деталь фиг.1в, показывающая сочленение септального некка с соединительным кольцом, наружный фосфатизированный слой которого подходит к наружному слою, лежащему на поверхности септального некка; на септальном некке лежит пористый контактный слой; 1д - фрагмент соединительного кольца, возможно, пористого.

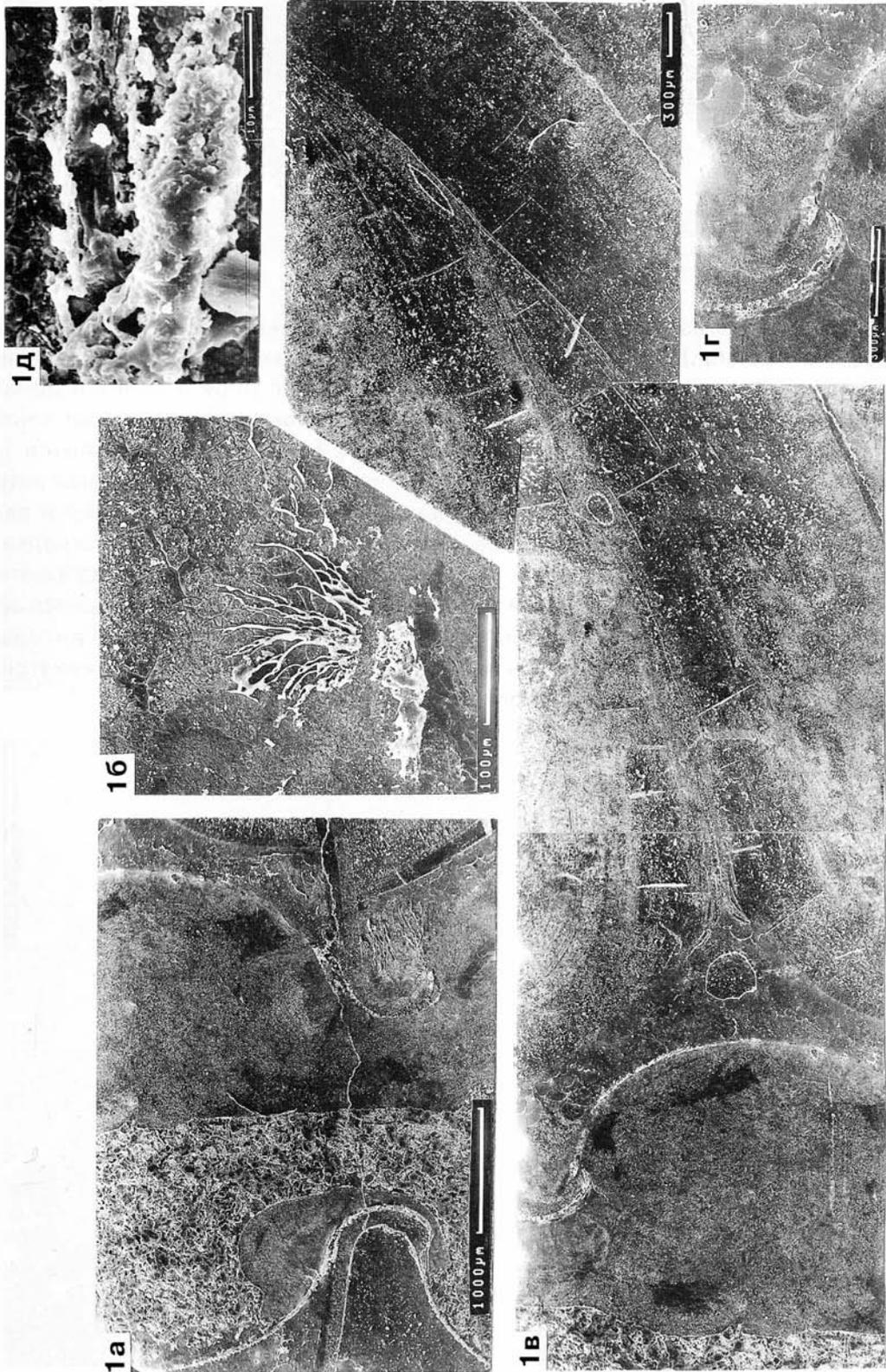


Таблица III

Фиг. 1. *Arpaoceras raphaeli* Zhuravleva, 1962; голотип - ПИН, № 1336/3; 1а - увеличенная деталь фиг.1а на табл.II - часть септы и септальный некк на стороне: довольно толстое соединительное кольцо ложится на пористый контактный слой и тянется до края некка; адапикальная поверхность септы и септальный некк выстланы снаружи тонким слоем фосфатизированной органической ткани, который далее перекрывается наружным органическим слоем предыдущего соединительного кольца; 1б - увеличенная деталь фиг.1а - часть соединительного кольца в косом сечении с тремя крупными порами и двумя более мелкими; тонкослоистые внутрисифонные отложения образуют узкие складки, которые обращены вершинами к соединительному кольцу; небольшие участки их фосфатизированы и показывают структуру этих отложений; 1в - участок постепенно закрывающейся щели между внутрисифонными аннулюсами, свидетельствующей об отсутствии интераннулюса, характерного для актиноцерид; 1г - губчато-пористая структура известковых внутрисифонных отложений; 1д - увеличенная деталь фиг.1г.

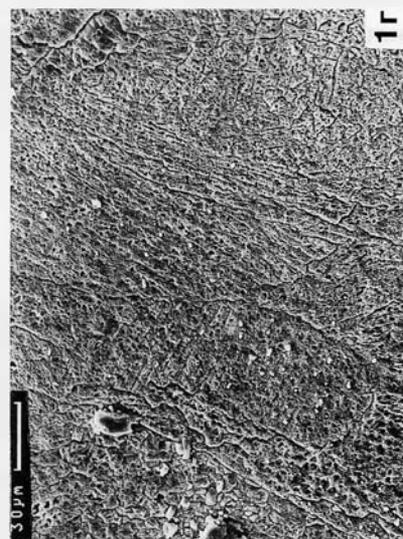
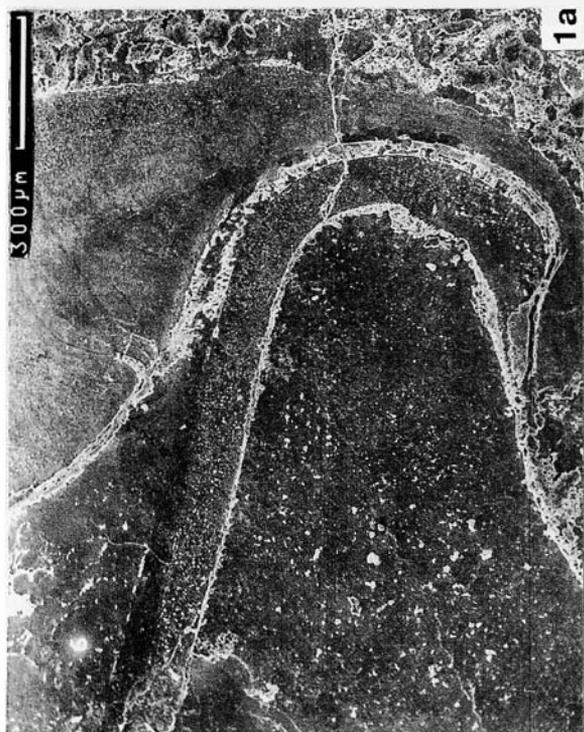
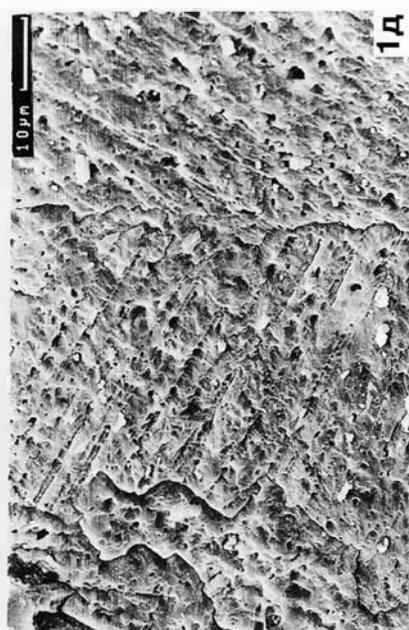


Таблица IV

Фиг. 1. *Arpaoceras raphaeli* Zhuravleva, 1962; голотип - ПИН, № 1336/3; 1а, 1б - детали фиг.1в на табл.II: 1а- след наиболее крупного кровеносного сосуда (или сосудов), ограниченный со стороны сифона сферулитами перисифонных отложений, а с противоположной стороны - слоями эпи- и гипосептальных отложений; на поверхности ограничивающих известковых отложений лежит слой фосфатизированной мягкой камерной ткани; 1б - след второго сосуда, расположенный на контакте эпи- и гипосептальных отложений и очерченный слоем фосфатизированной мягкой ткани, образующей чехлики на призматических кристаллах, растворившихся при травлении препарата; 1в - след сосуда (или сосудов) в тангенциальном сечении камеры, расположенный между эпи- и гипосептальными камерными отложениями; на поверхности отложений, окружающих этот след, фосфатизированная мягкая ткань сохранилась в виде чехликов на верхушках призматических кристаллов.

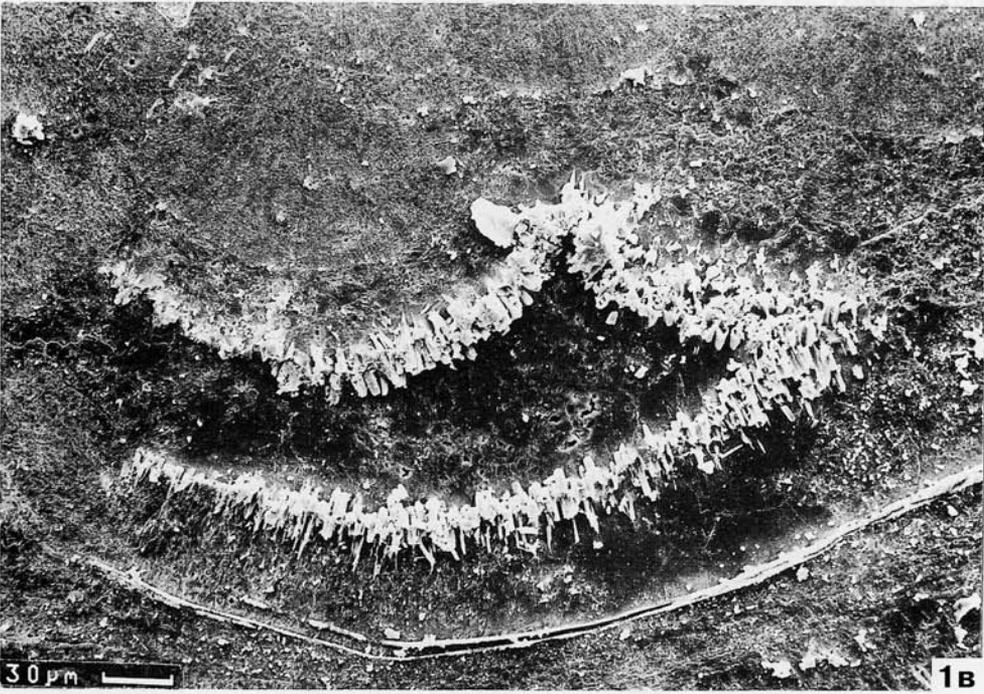
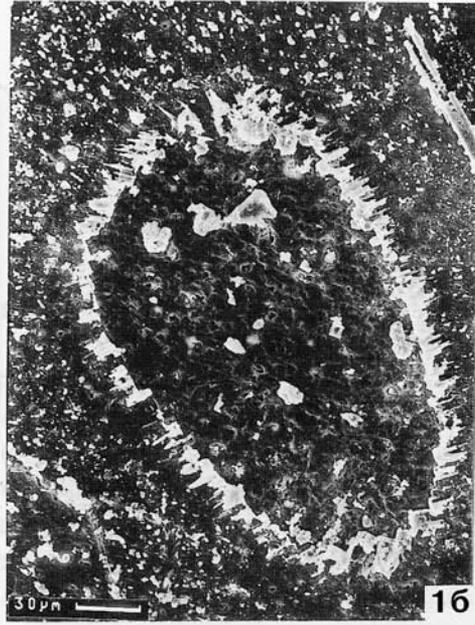
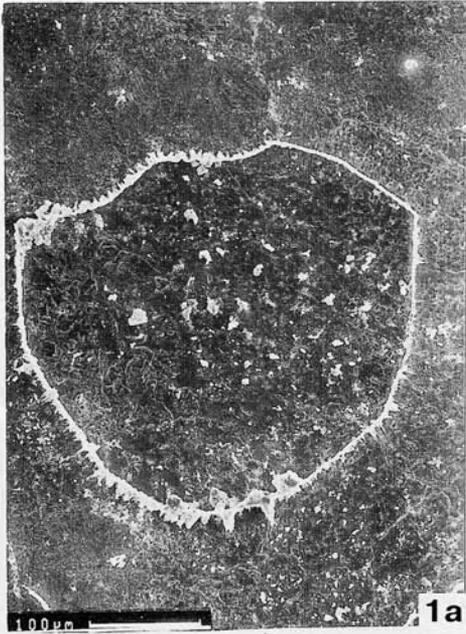


Таблица V

Фиг. 1. *Arpaoceras raphaeli* Zhuravleva, 1962; голотип - ПИН, № 1336/3; 1а - увеличенная деталь фиг.1а на табл.II: часть второй снизу камеры, вентральная сторона: сильно фосфатизированные гипосептальные отложения содержат фосфаты не только в виде мелких «рассеянных» агрегатов, но и в форме тонких межслойных мембран, а также больших, полностью фосфатизированных участков, состоящих из агрегатов апатита, тесно расположенных прямыми продольными рядами, параллельными септе и являющимися прямым продолжением известковых слоев этих отложений; сферулиты перисифонных отложений обращены своими выпуклыми поверхностями к соединительному кольцу и местами контактируют с ним; 1б - крупные участки известковых гипосептальных отложений, замещенные апатитом; 1в - деталь фиг.1а - полностью фосфатизированный участок камерных отложений, «проявляющий» их структуру; в его верхней и нижней частях видны поперечные морщины, что, вероятно, отражает морщинистость самой мягкой камерной ткани во время секретирования этих отложений; 1г, 1д - увеличенные фрагменты фиг.1б.

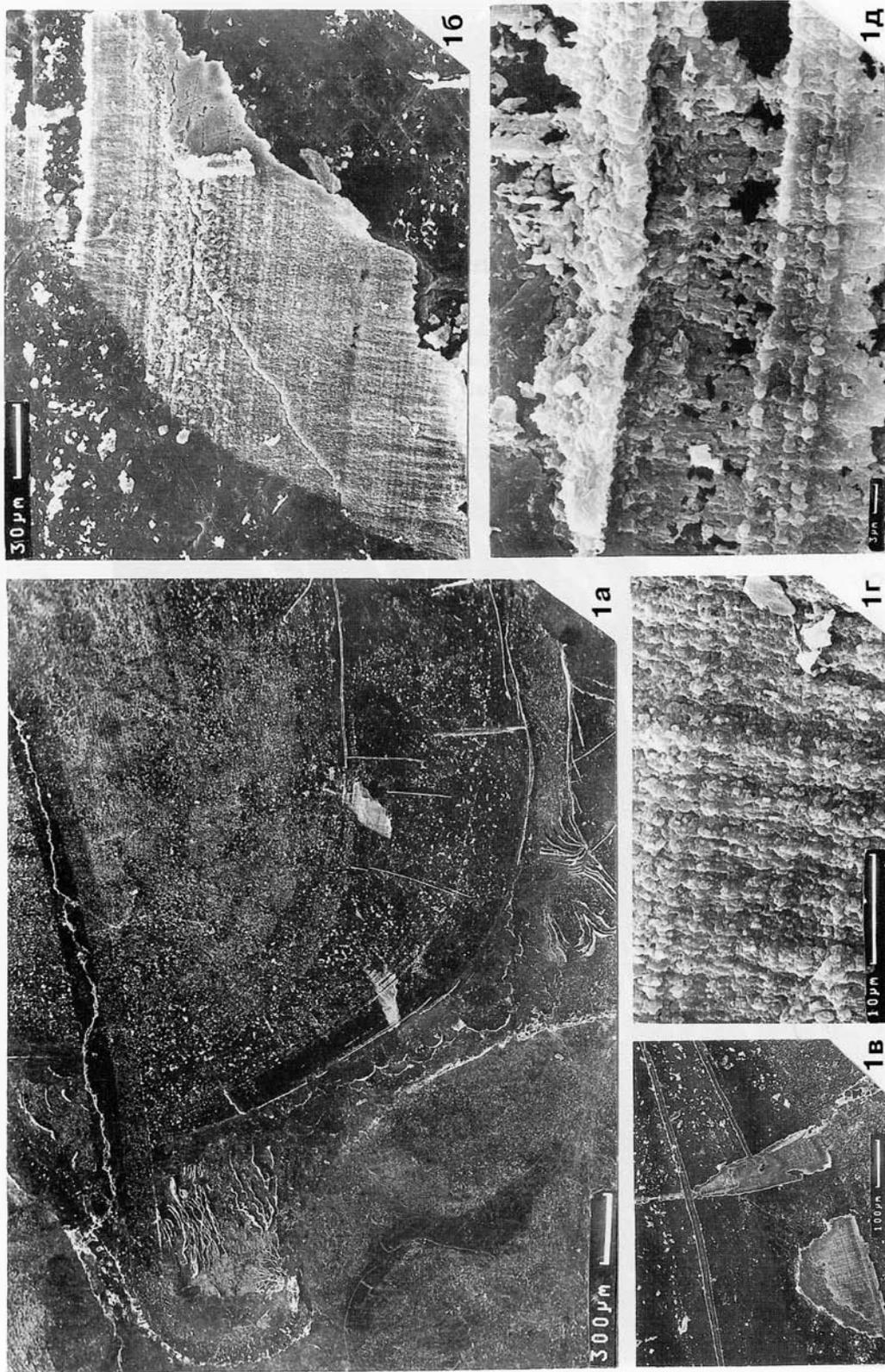


Таблица VI

Фиг.1. *Arpaceras raphaeli* Zhuravleva, 1962; голотип - ПИН, № 1336/3; увеличенные детали фиг.1а на табл.II и фиг. 1а на табл.V: 1а- фосфатизированные органические мембраны, расположенные между известковыми слоями (вверху) и блоками, состоящие из агрегатов апатита, расположенных преимущественно в один ряд; 1б, 1в - такие же мембраны между блоками, образующие сложные решетки и другие структуры различной формы.

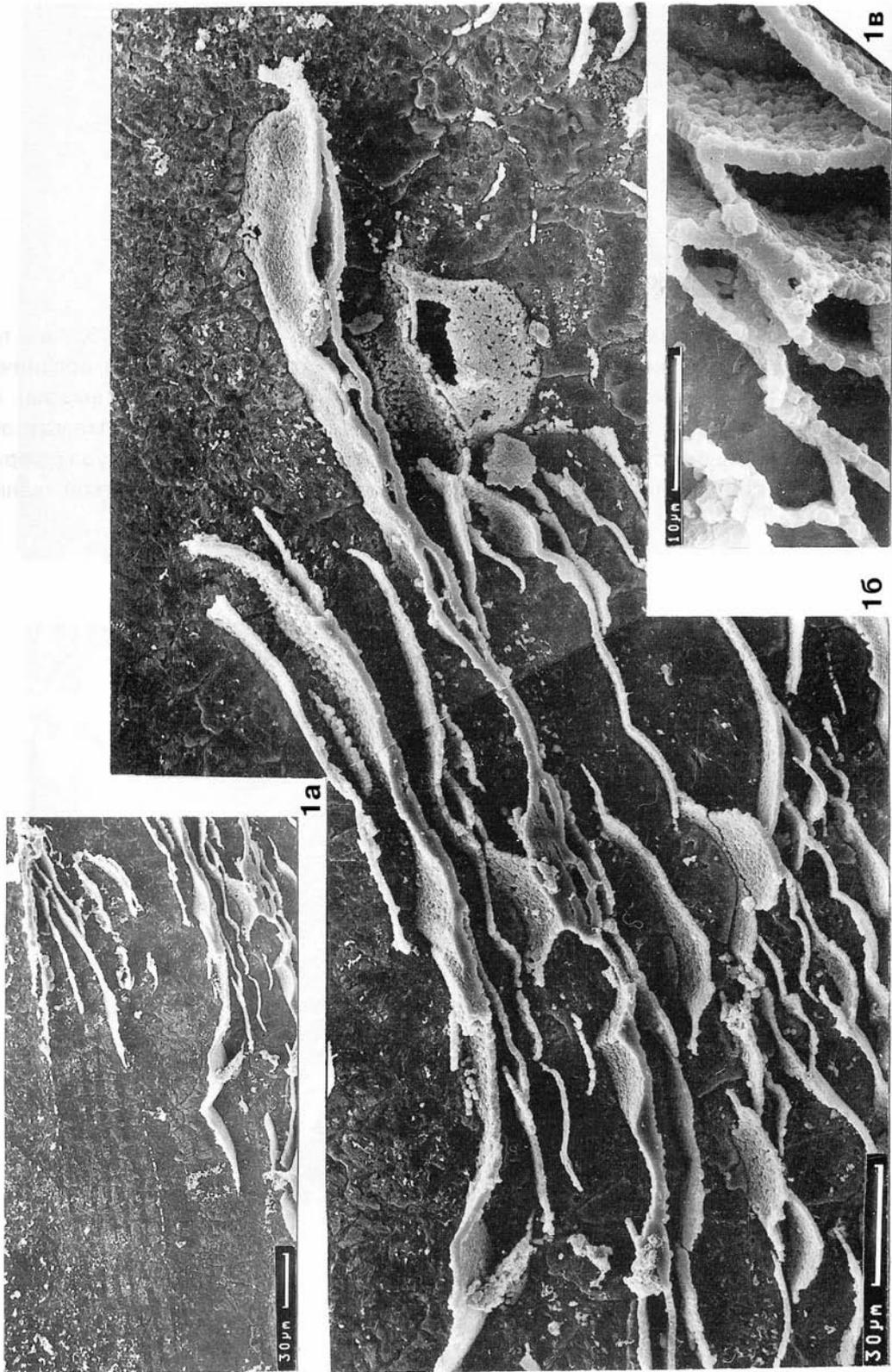


Таблица VII

Фиг.1. *Arpaoceras raphaeli* Zhuravleva, 1962; голотип - ПИН, № 1336/3; 1а - группа сферулитов перисифонных камерных отложений на фосфатизированной органической мембране гипосептальных отложений; 1б - тангенциальное сечение камеры: серия сферулитов, находящихся на стадии обособления, расположенная между эпи- и гипосептальными камерными отложениями; 1в - губчато-пористая микроструктура сферулита; на поверхности всех сферулитов лежит тонкий слой фосфатизированной мягкой ткани.

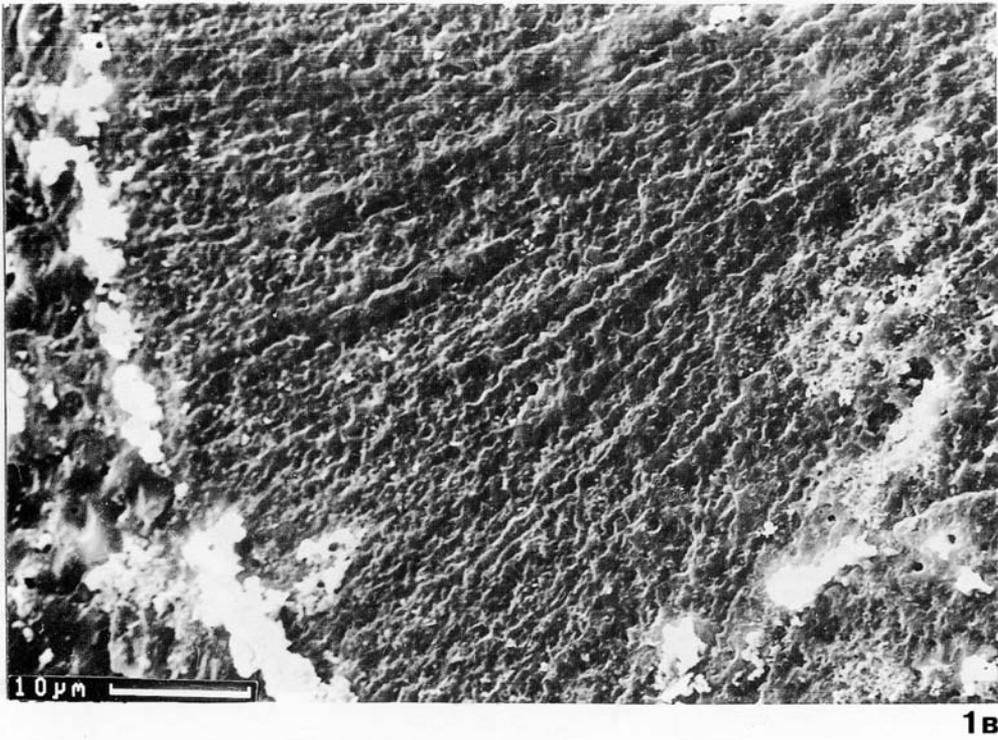
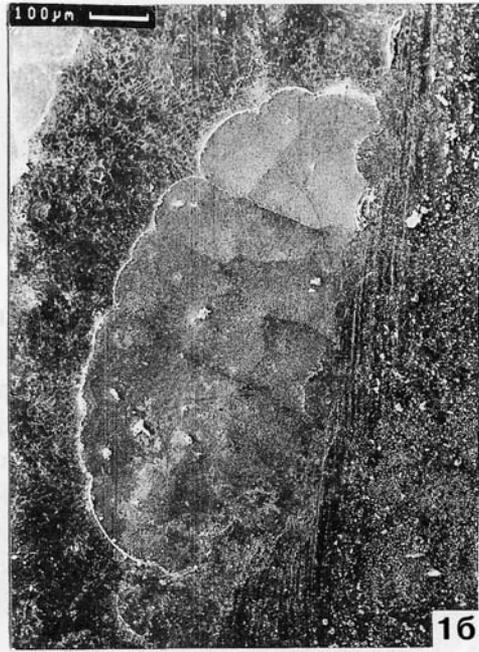


Таблица VIII

Фиг.1. *Arpaoceras raphaeli* Zhuravleva, 1962; голотип - ПИН, № 1336/3; фосфатизированная мягкая ткань на поверхности передних слоев известковых эпи- и гипосептальных отложений: 1а - увеличенная деталь фиг.1а на табл. IV - чехлики фосфатизированной мягкой ткани на призматических кристаллах арагонита, частично растворившихся при травлении препарата соляной кислотой; чехлики состоят из одного слоя агрегатов мелких зерен апатита и несут на поверхности скульптуру из поперечных волнистых ребрышек; 1б, 1в - фосфатизированная мягкая ткань на поверхности эписептальных камерных отложений.

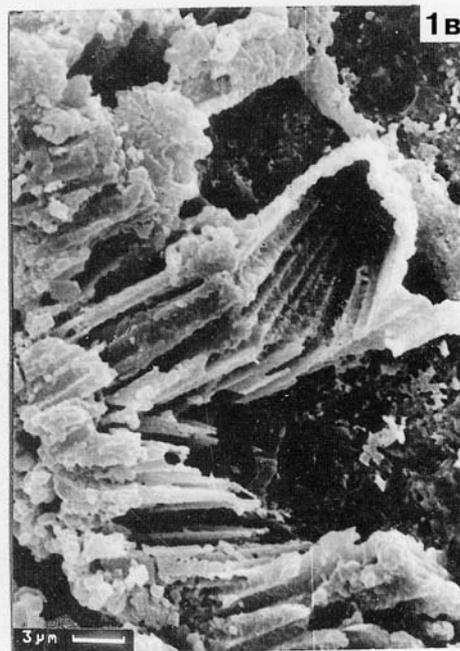
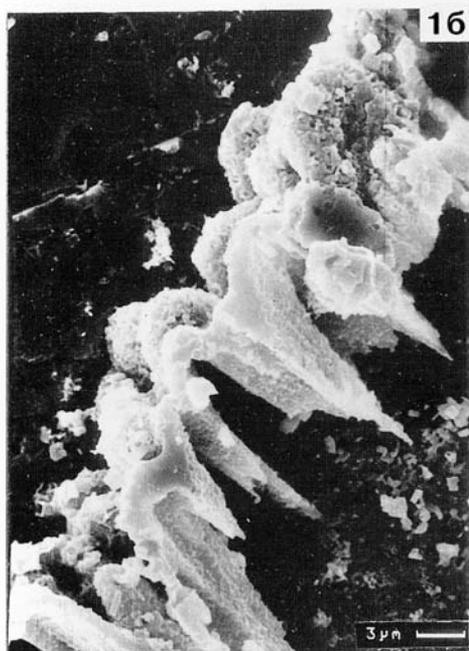
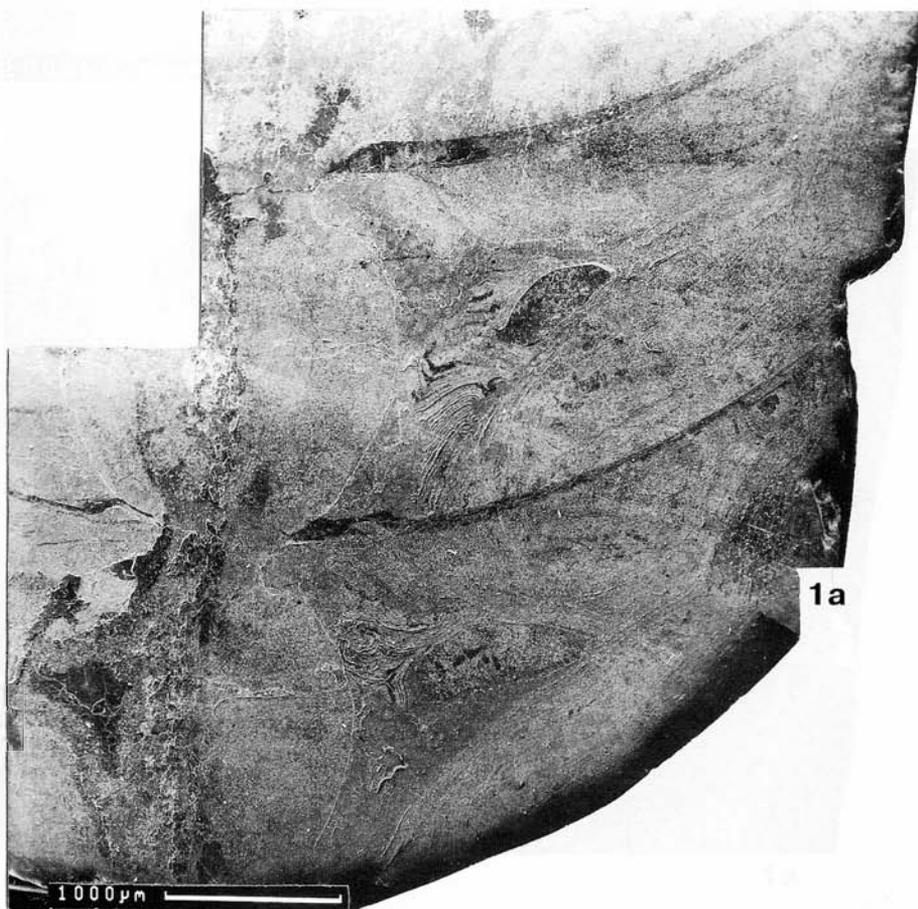


Таблица IX

Фиг.1. *Arpaceras? opertum* Zhuravleva, 1990; голотип - ПИН, № 1336/131; 1а, 1б - медиальное сечение вентральной половины трех адапикальных камер, показывающее закономерно расположенные следы сосудов, приуроченные к линии контакта эпи- и гипосептальных камерных отложений: крупный след расположен на переходе этих отложений к перисифонным отложениям, мелкий - в верхнем наружном углу камеры, между гипосептальными и муральными отложениями; правобережье р. Арпа у с. Данзик; верхний фамен, зона *Euchondrospirifer ghorensis* - *Cyrtospirifer pamiricus*.



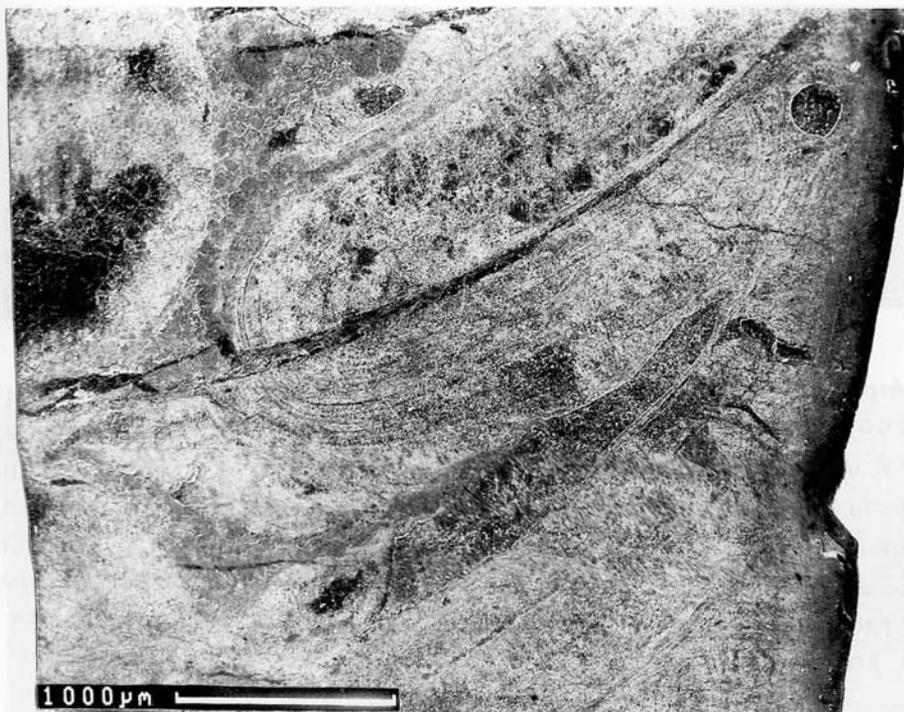
16



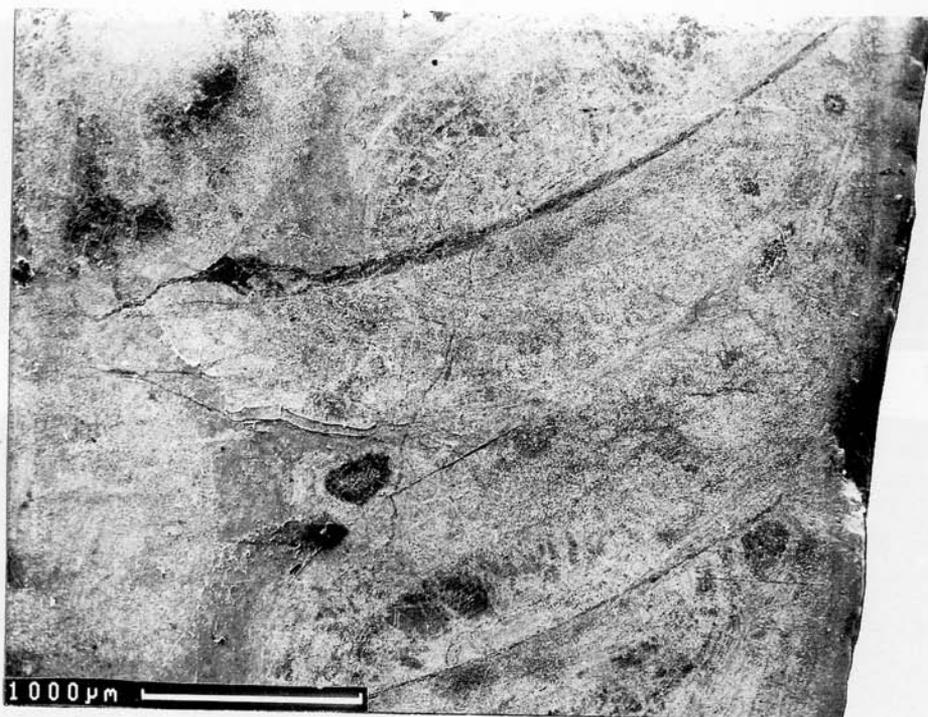
1a

Таблица X

Фиг.1. *Arpaoceras? opertum* Zhuravleva, 1990; голотип - № 1336/131; медиальное сечение вентральной половины шести неполных камер, показывающее следы кровеносных сосудов: 1а (снизу вверх) - часть третьей, четвертая и часть пятой камеры; сосуды расположены так же, как в камерах, показанных на предыдущей таблице; в четвертой камере между двумя отчетливыми следами виден еще один, менее заметный след; 1б - часть шестой, седьмая и часть восьмой камеры с таким же расположением следов сосудов в камерных отложениях.



16



1a

Таблица XI

Фиг. 1. *Arpaoceras? opertum* Zhuravleva, 1990; голотип - ПИН, № 1336/131; следы кровеносных сосудов в камерных отложениях: 1а - 1г - крупные следы сосудов, расположенные в перисифонных отложениях и на границе их с эпи- и гипосептальными отложениями; 1д - 1з - более мелкие следы, расположенные в верхнем наружном углу камеры, между гипосептальными и муральными отложениями; 1а - деталь фиг.1б на табл.IX, третья снизу камера; 1б - пятая снизу камера; 1в - деталь фиг.1б; 1г - восьмая снизу камера; 1д - деталь фиг.1а на табл.IX; 1е - деталь фиг.1б на табл.X, седьмая снизу камера; 1ж - шестая снизу камера; 1з - восьмая снизу камера.



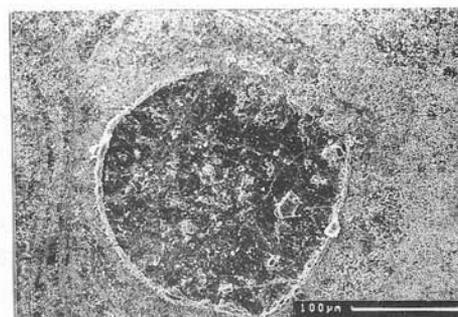
1а



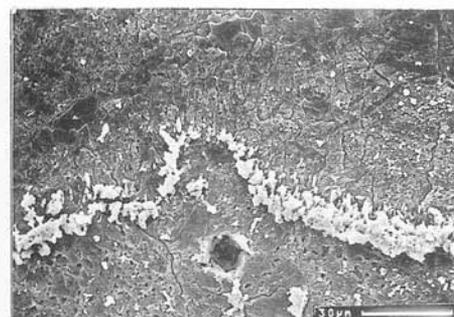
1д



1б



1е



1в



1ж



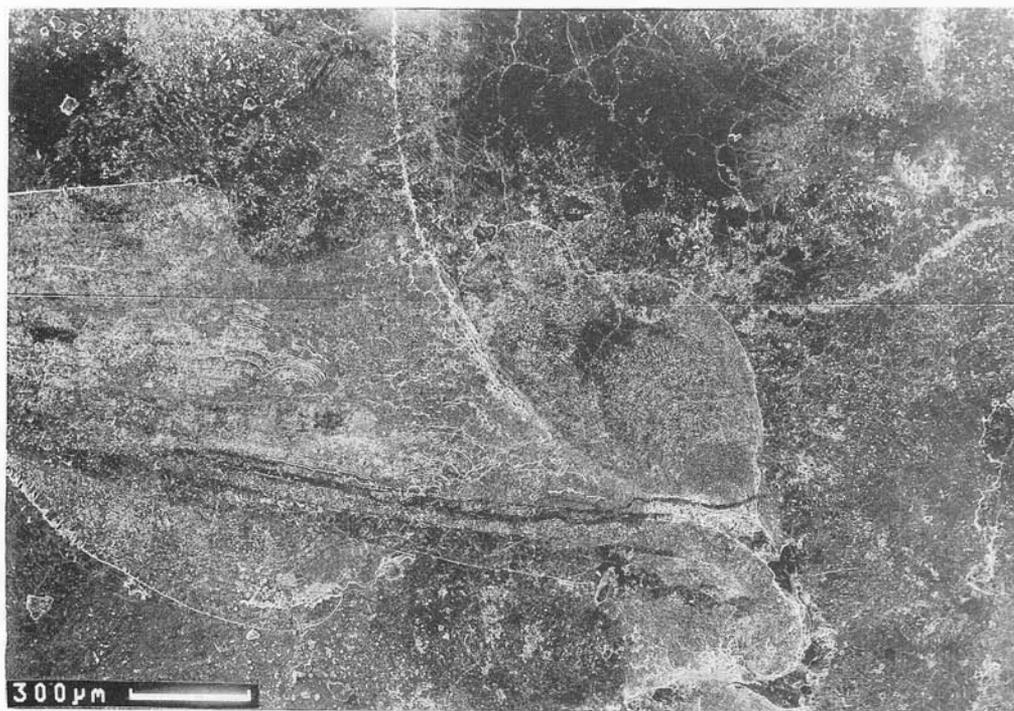
1г



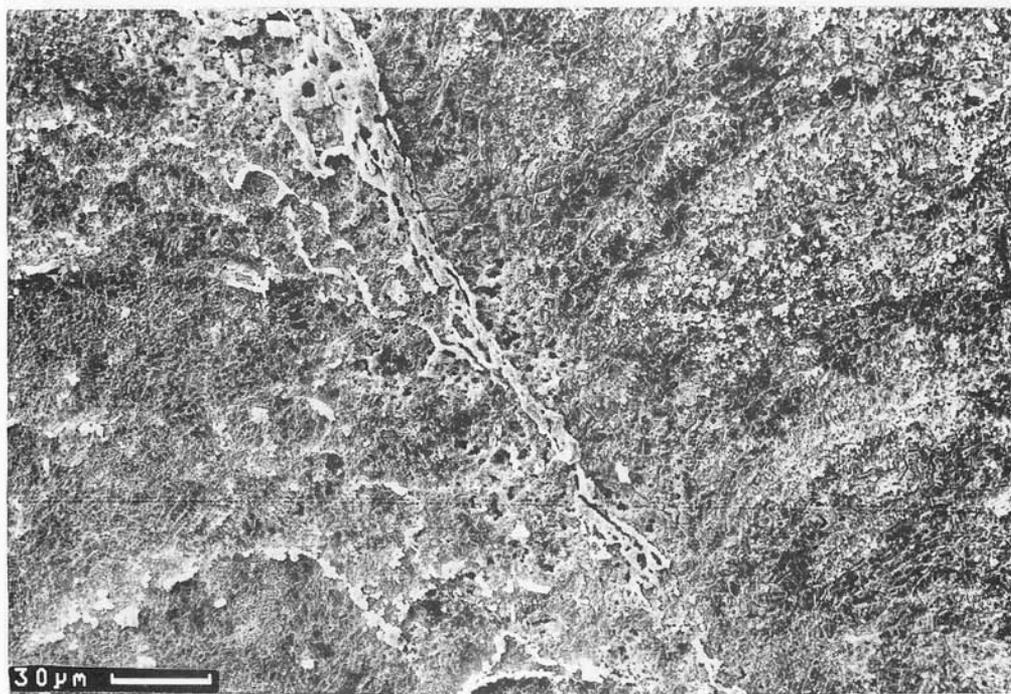
1з

Таблица XII

Фиг.1. *Arpaceras ? opertum* Zhuravleva, 1990; голотип - ПИН, № 1336/131; 1а - часть сифона и камеры в медиальном сечении, дорсальная сторона: на уровне перехода септы в нект сохранилась перламутровая микроструктура септы, а также первоначальная структура контактного слоя; внутрисифонные отложения, состоящие из двух аннулюсов, показывают тонкую слоистую структуру; камерные отложения эпи- и гипосептальные, также слоистые, содержат волнистые фосфатизированные органические мембраны и несут на поверхности, как и внутрисифонные отложения, тонкий слой фосфатизированной мягкой ткани; перисифонные отложения и эписептальный циркулюс сложены сферулитами; 1б - часть соединительного кольца на границе слоистых внутрисифонных и перисифонных камерных отложений, сложенных сферулитами.



1a



16

Таблица XIII

Фиг.1. *Arpaoceras raphaeli* Zhuravleva, 1990; голотип - ПИН № 1336/3; часть тангенциального сечения камеры на уровне контакта эписептальных (вверху) и гипосептальных (внизу) камерных отложений; на поверхности тех и других сохранилась фосфатизированная мягкая ткань, секретировавшая призматические кристаллы (вверху) и сферулиты (внизу), частично растворившиеся при травлении препарата соляной кислотой; на контакте между этими отложениями сохранилась фосфатизированная стенка сосуда.

Фиг.2. *Arpaoceras? opertum* Zhuravleva, 1990; голотип - ПИН, № 1336/131; извилистые фосфатизированные мембраны в эписептальных отложениях на границе с перисифонными отложениями: 2а - увеличенная деталь фиг.1а на табл.IX: серия полукруглых мембран (слева вверху) расположена против щели между аннулюсами внутрисифонных отложений и, возможно, указывает на положение какого-то сосуда; 2б - сложные межслойные мембраны эписептальных отложений на границе со сферулитами перисифонных отложений.



1



2a



26

Таблица XIV

Фиг.1. *Arpaceras patens* Zhuravleva, 1990; голотип - ПИН, № 1336/139; часть медиального сечения камеры, вентральная сторона: 1а - участок перисифонных отложений, где сохранились сферулиты и извилистые фосфатизированные мембраны, окружающие их; справа - часть соединительного кольца и след сосуда возле него; 1б, 1в - увеличенные детали фиг.1а; 1г - часть наружного слоя соединительного кольца (внизу справа) и вплотную прилегающие к нему фосфатизированные органические мембраны камерных отложений; Армения, правый берег р. Арпа, в 1,2 км к юго-востоку от скалы Теджааймат; верхний фамен, зона *Euchondrospirifer ghorensis* - *Cyrtospirifer pamiricus*.



16



1Г



1a



1В

Таблица XV

Фиг.1. *Arpaceras patens* Zhuravleva, 1990; голотип - ПИН, № 1336/139; часть вентральной стороны камеры в тангенциальном сечении: 1а - эписептальные, гипосептальные и перисифонные камерные отложения с фосфатизированными остатками органических тканей (соединительное кольцо - справа, за кадром); в перисифонных отложениях большой след сосуда (сосудов), окруженный пятью сферулитами; 1б - увеличенная деталь фиг.1а: на поверхности сферулитов слой фосфатизированной мягкой ткани образует чехлики на кристаллах; 1в, 1г - деталь фиг.1а: сложная структура из агрегатов мелких зерен апатита, форма которых не отличается от таковой расположенных рядом известковых кристаллов, по-видимому, только частично замещенных апатитом.



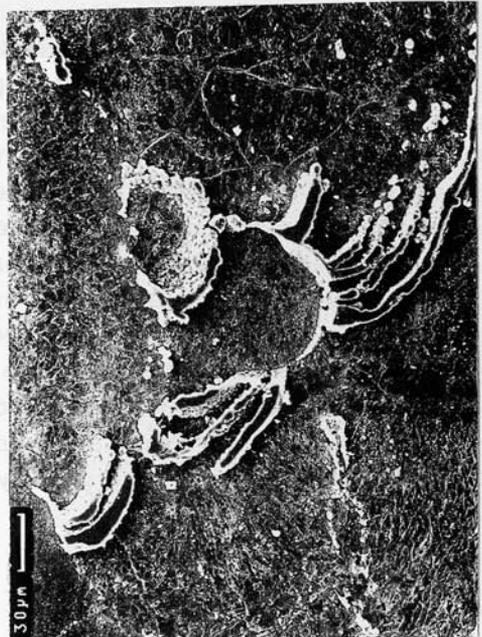
16



1Г



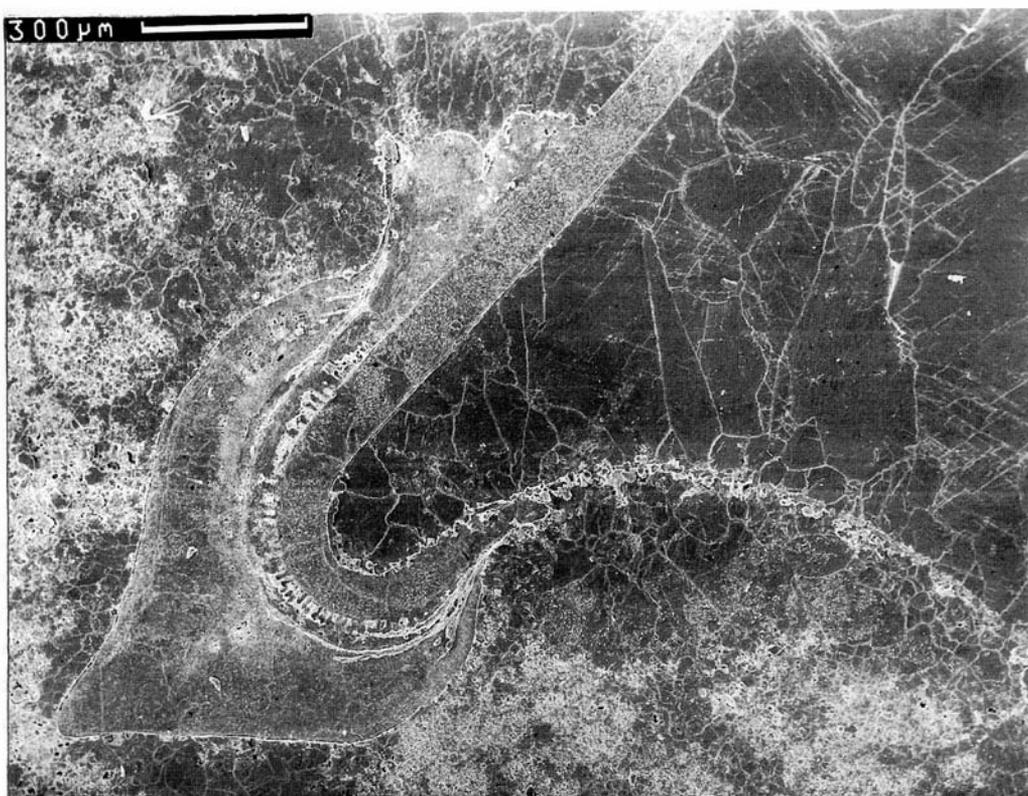
1a



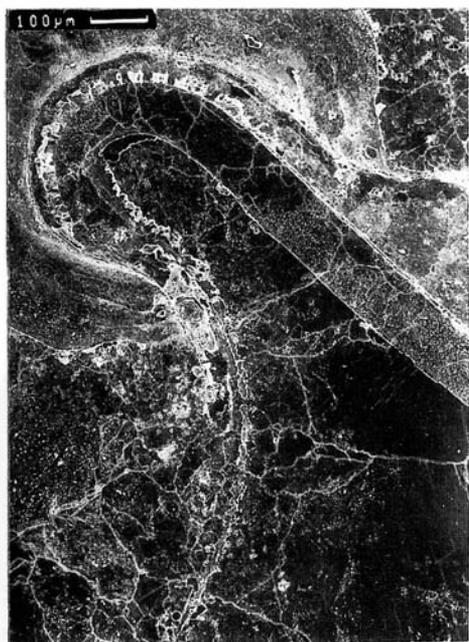
1В

Таблица XVI

Фиг.1. *Paramooreoceras definitum* Zhuravleva, 1990; экз. - ПИН, № 1336/47; медиальное сечение в месте сочленения септы и септального некка с соединительными кольцами; 1а - дорсальная сторона: септа с обеих сторон выстлана тонким слоем фосфатизированной органической ткани; адапикальное соединительное кольцо причленяется к септальному некку так, что его наружный органический слой ложится на наружную поверхность септального некка, перекрывая при этом заходящий сюда с септы тонкий органический слой; внутренний органический слой соединительного кольца ложится на внутреннюю поверхность некка вблизи от его края, а средний толстый обызвествленный слой, по-видимому, соединяется с краем септального некка; адоральное соединительное кольцо ложится своим наружным слоем на пористый контактный слой и проходит по нему почти до края некка, а расположенный между ними толстый средний слой вместе с ними выклинивается недалеко от края некка; контактный слой с многочисленными поперечными пораами, выстланными изнутри тонким слоем фосфатизированной органической ткани, переходит в эписептальный циркулюс, состоящий, по-видимому, из сферулитов, выпуклые поверхности которых выстланы фосфатизированной органической тканью; внутрисифонный аннулюс в поперечном сечении имеет шлемовидные очертания; местами в нем содержатся фосфатизированные остатки мягкой ткани сифона, плотно примыкающие к внутреннему органическому слою соединительного кольца; 1б - другой септальный некк на дорсальной стороне, полнее показывающий переход септального некка в средний слой соединительного кольца; наружный слой адапикального соединительного кольца часто прерывается, возможно, на месте пор; 1в - вентральная сторона: в соединительных кольцах сохранились все три слоя; эпи- и гипосептальный циркулюсы сложены сферулитами, несущими на выпуклой поверхности тонкий слой фосфатизированной органической ткани; Армения, ущелье Пайядара, правый борт, р. Арпа, у с.Данзик; верхний фамен, зона *Euchondrospirifer ghorensis* - *Cyrtospirifer pamiricus*



1a



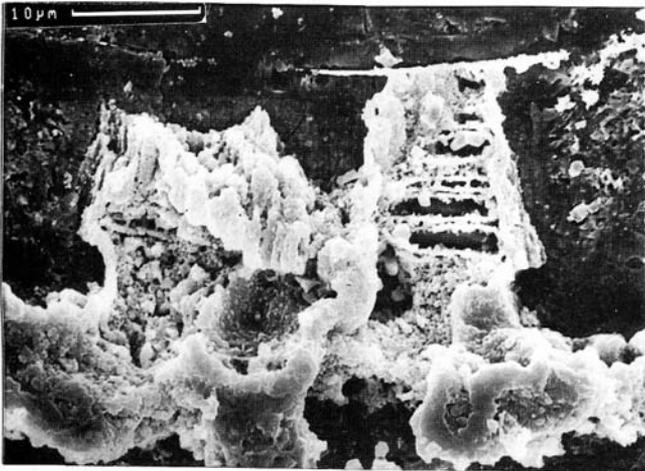
16



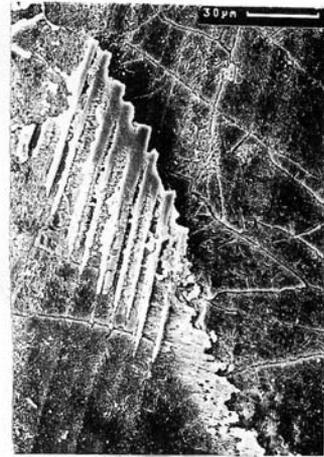
1b

Таблица XVII

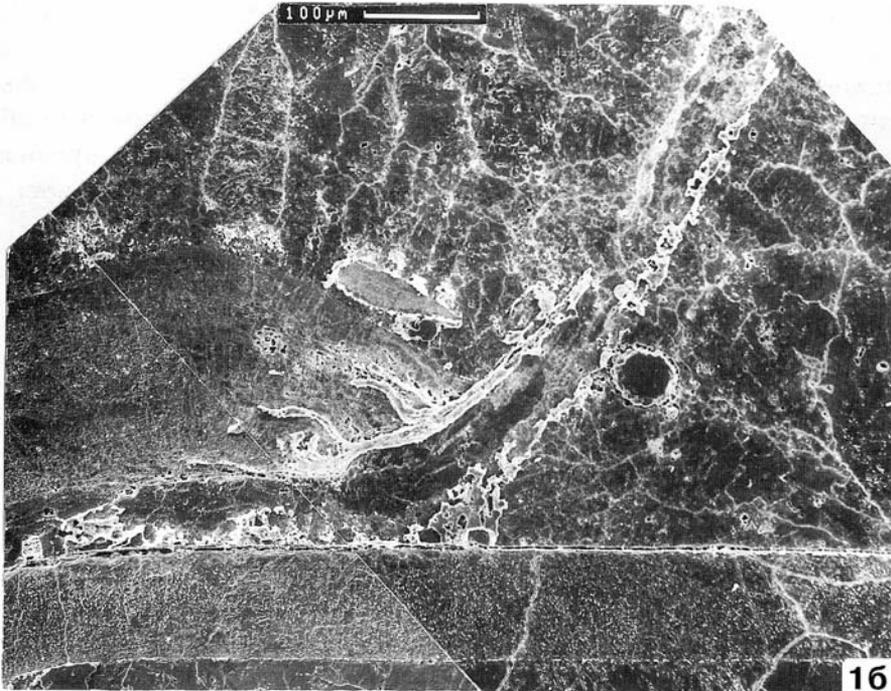
Фиг.1. *Paramooreoceras definitum* Zhuravleva, 1990; экз. ПИН, № 1336/47; 1а - увеличенная деталь фиг. 1б на табл. XVI: фрагмент контактного слоя (септальный нект вверху), поры внутри выстланы тонким слоем фосфатизированной органической ткани и содержат парные поперечные диафрагмы; 1б - дорсальная сторона, место сочленения трехслойного соединительного кольца с септой, где кольцо лежит на частично разрушенном контактном слое; внутрисифонный аннулюс содержит довольно толстые фрагменты фосфатизированной мягкой ткани, сливающиеся с внутренним слоем соединительного кольца; 1в - деталь фиг.1б, показывающая микроструктуру внутрисифонного аннулюса, состоящего из очень тонких, трудно различимых, местами волнистых слоев, пересеченных нерегулярными «ломаными» радиальными структурами, напоминающими трещины или разрывы; 1г - участок фосфатизированных слоистых камерных отложений.



1a



1г



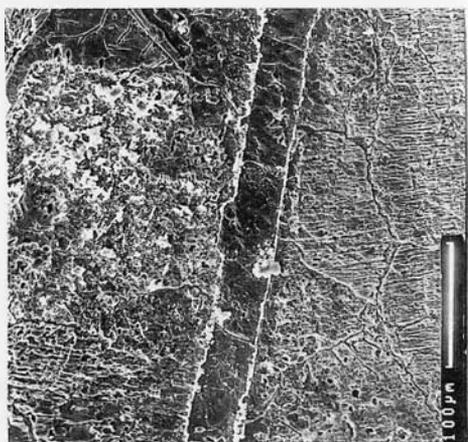
16



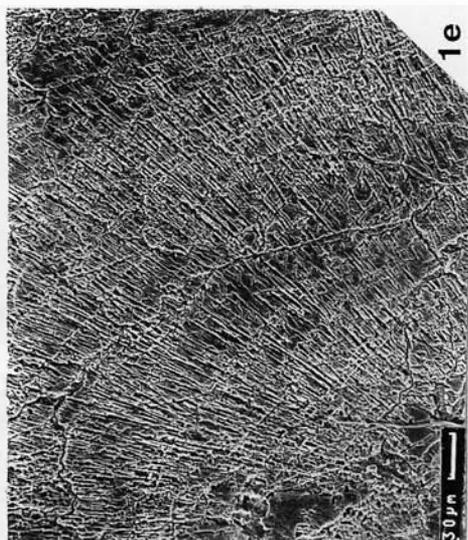
1в

Таблица XVIII

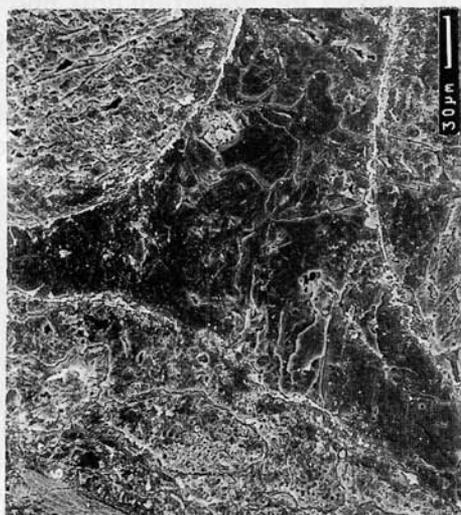
Фиг.1. *Actinoceras* sp.; экз. - ПИН, № 702/244; медиальное сечение части сифона; 1а - сечение вентральной части одного сегмента, показывающее контактный слой, расположенный между септой с септальным нечком и соединительным кольцом, и толстые аннулярные и периспатиальные отложения, разделенные раздваивающимся радиальным каналом; 1б, 1в - детали фиг.1а, показывающие поверхности радиального канала, выстланные тонким слоем фосфатизированной ткани сифона; 1г - часть дорсальной стороны двух сегментов, в которых сохранились фрагменты фосфатизированного соединительного кольца, местами показывающего следы пор; 1д - фосфатизированные органические образования в радиальном канале сифона; 1е - призматическая микроструктура внутрисифонного аннулюса, видны концентрические полосы роста; р. Подкаменная Тунгуска, правый берег, в 4 км выше Кузьмовки; средний ордовик, криволицкий ярус.



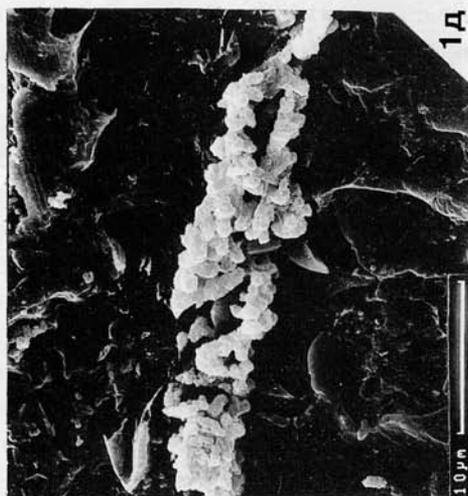
1в



1е



1б



1д



1а



1г

Таблица XIX

Фиг.1. *Actinoceras* sp; экз. - ПИН, № 702/244; отдельные участки медиального сечения фрагмента в местах сочленения септы с соединительным кольцом; 1а - короткий септальный нект к краю, по-видимому, утоняется; соединительные кольца в форме отдельных фрагментов, местами сохранивших все три слоя: в адоральном кольце на значительном протяжении сохранились средний пластинчатый слой и мелкие фрагменты наружного и внутреннего фосфатизированных органических слоев; адапикальное соединительное кольцо на месте сочленения с краем некта разрушено; толстый пористый контактный слой заканчивается в камере как бы переходя в эписептальный циркулюс; внутрисифонный аннулюс показывает концентрические слои, в которых призматические кристаллы арагонита расположены перпендикулярно поверхности слоя; 1б - часть септы с септальным некком, контактный слой и адоральное соединительное кольцо, обрывающиеся не доходя до места контакта с адапикальным соединительным кольцом; 1в - увеличенная деталь фиг.1б: септа сохранила перламутровую структуру, контактный слой толстый с редкими прямыми порами, соединительное кольцо представлено только одним средним пластинчатым слоем, в котором каждая пластина выглядит состоящей из отдельных мелких призмочек; 1г - часть зоны контакта, где на септе, утратившей перламутровую структуру (слева), лежит толстый контактный слой, отделяющий ее от соединительного кольца (слева внизу); микроструктура кольца подобна таковой, показанной на фиг.1б; 1д - септальный нект с широким бримом, тонкий наружный край которого отогнут назад, отделен от соединительного кольца толстым контактным слоем с редкими порами; соединительное кольцо представлено средним пластинчатым слоем и двумя короткими фрагментами наружного слоя; в гипосептальном циркулюсе сохранились фосфатизированные остатки камерной ткани, образующие сложный рисунок; 1е - постепенно утоняющаяся септа и короткий нект с широким бримом, наружный край которого заострен и отогнут назад, отделены от соединительного кольца контактным слоем с редкими поперечными порами; этот слой «переходит» в эписептальный циркулюс, который содержит фосфатизированные остатки камерной ткани, образующей здесь сложный рисунок; соединительное кольцо представлено средним пластинчатым слоем и небольшими фрагментами фосфатизированных органических наружного и внутреннего слоев.

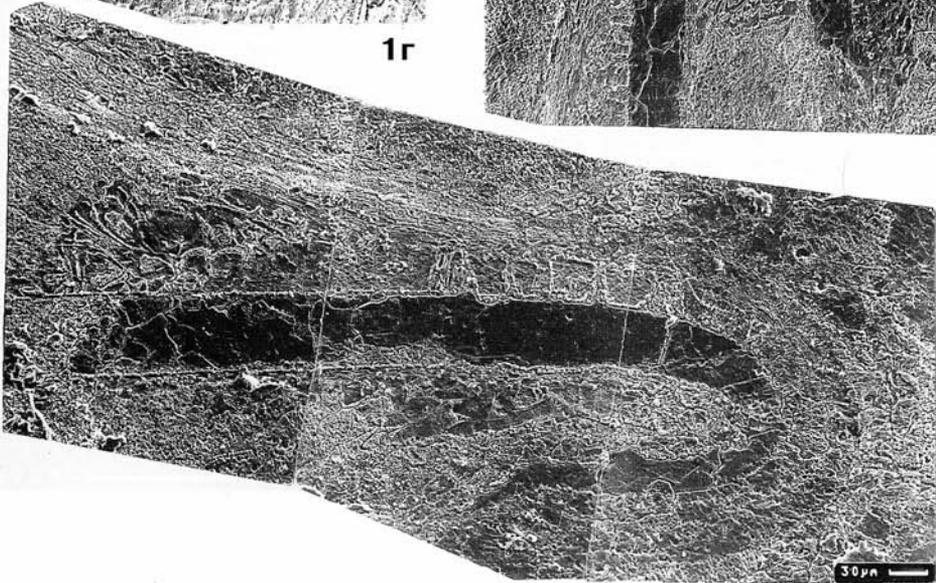
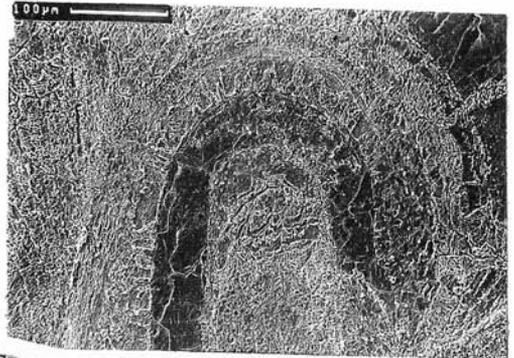
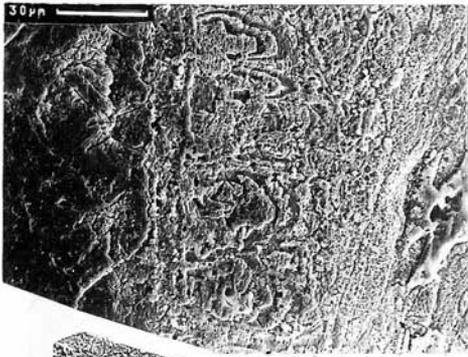
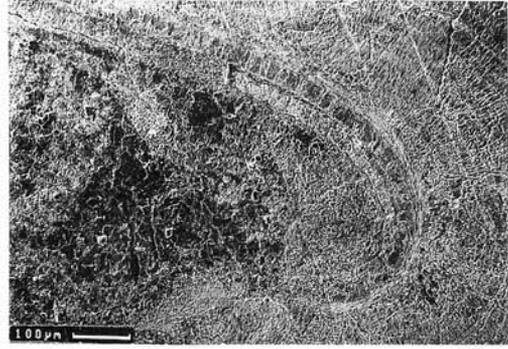
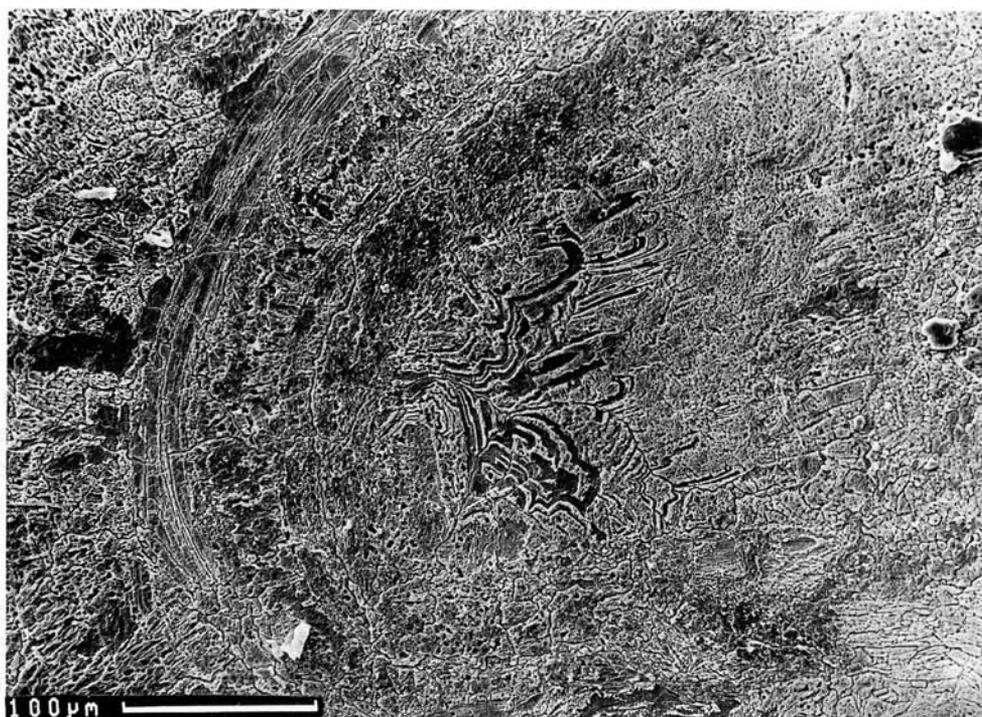
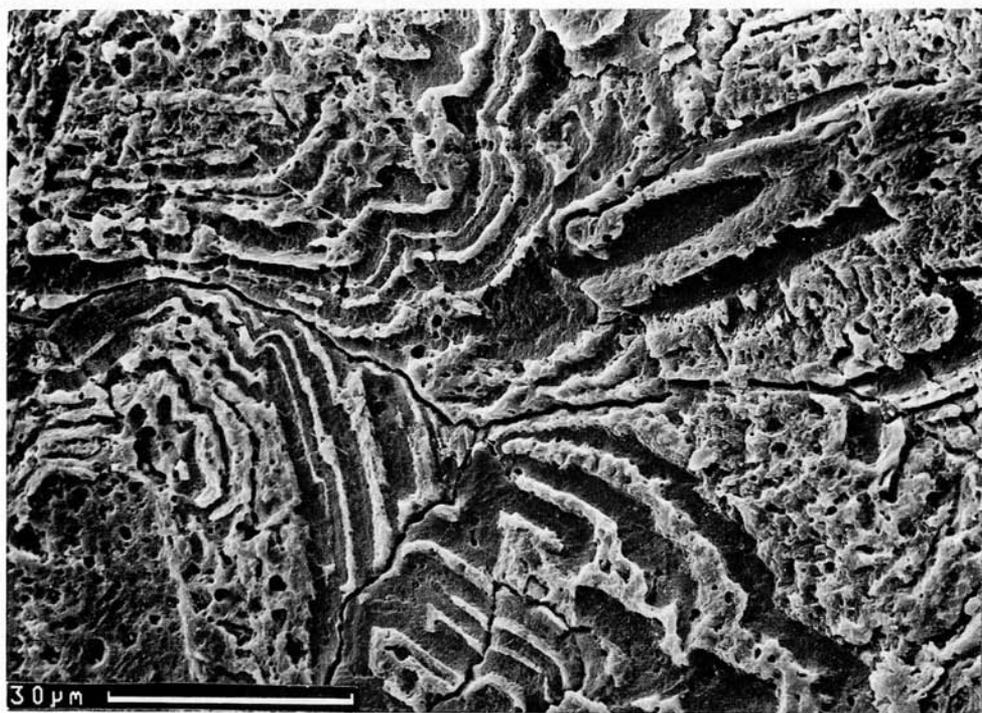


Таблица XX

Фиг.1. *Actinoceras* sp; экз. - ПИН, № 702/244; 1а - часть соединительного кольца, представленного только средним пластинчатым слоем, отделенная от септы толстым контактным слоем; в гипосептальном циркулюсе содержатся фосфатизированные остатки камерной ткани, образующей сложные складки; 1б - увеличенная деталь фиг.1а, показывающая перистое расположение мелких структурных элементов в фосфатизированных слоях камерной ткани, пронизанных многочисленными порами.



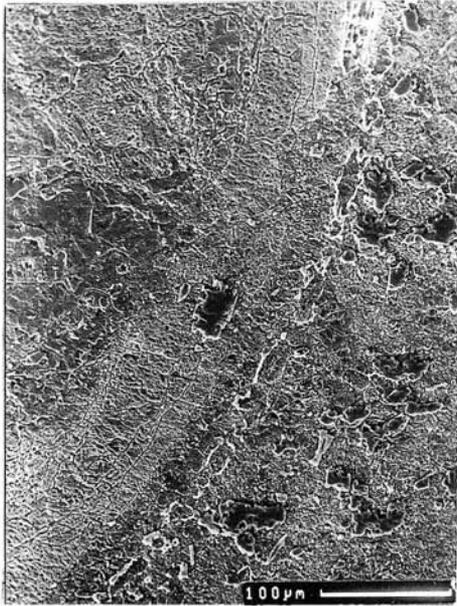
1a



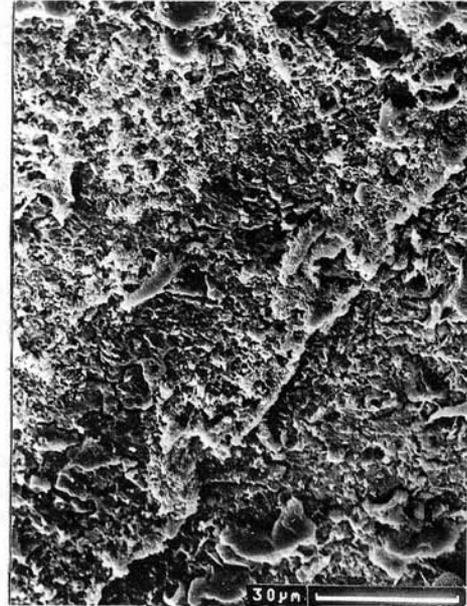
16

Таблица XXI

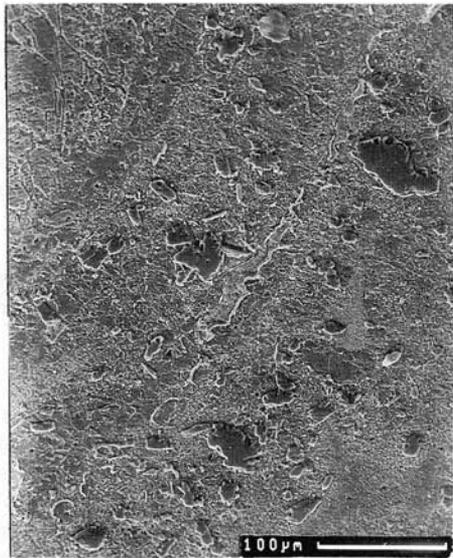
Фиг.1. *Actinoceras* sp.; экз. ПИН, № 702/244; фрагменты пористых соединительных колец, рассеченных под разными углами; 1а - часть соединительного кольца, разрезанного почти перпендикулярно к его поверхности и прерывающегося на местах пор, расположенных более или менее равномерно; на межпоровых участках сохранились все три слоя кольца, а в промежутках - только мелкие кусочки наружного слоя, окаймлявшего поры; 1б - участок соединительного кольца в косом сечении с двумя крупными порами; 1в-1д - отрезок косоразрезанного соединительного кольца, сохранившего все три слоя: тонкие фосфатизированные органические наружный и внутренний и толстый средний, возможно, обызвествленный; структура фосфатизированного наружного слоя (фиг.1д) в сущности не отличается от структуры фосфатизированных органических остатков мягкой камерной ткани в гипосептальном циркулюсе (фиг.1б на табл. XX); различия в структуре среднего слоя с таковой, показанной на фиг.1в и1г на табл. XIX, возможно, объясняются тем, что это кольцо разрезано не под прямым, а под косым углом.



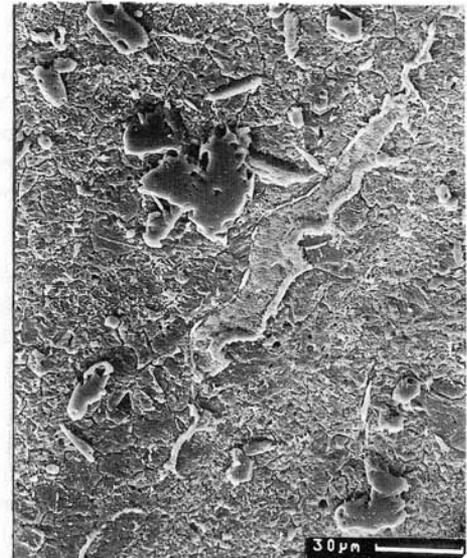
1а



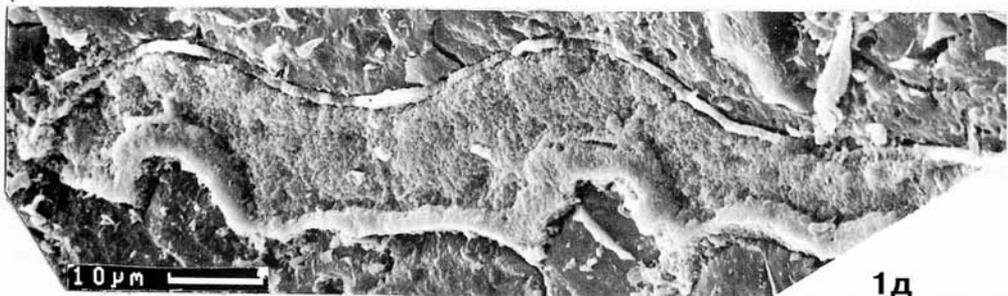
1б



1в



1г



1д

СИФОН «*LOXOCERAS*» (PSEUDACTINOCERATIDAE) ИЗ НИЖНЕГО КАРБОНА ЦЕНТРАЛЬНОЙ РОССИИ: МИКРОСТРУКТУРА, ТАКСОНОМИЧЕСКОЕ ЗНАЧЕНИЕ И ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ ИНТЕРПРЕТАЦИЯ

Л.А.Догужаева, А.А.Школин

Палеонтологический институт РАН
Профсоюзная ул. 123, Москва, 117868, Россия

Впервые с помощью сканирующего электронного микроскопа изучен сифон псевдактиноцератида «*Loxoceras*» (форма со сфероидными сегментами). Уникальная по сохранности раковина этого рода была найдена в михайловском горизонте (верхи визейского яруса) Тульской области. Показано присутствие в сифоне сильно пористых аннулярных и периспациальных отложений и отсутствие реальных каналов, за которые при плохой сохранности ошибочно принимали промежутки между частями внутрисифонных отложений. Последнее свидетельствует об отнесении «*Loxoceras*» к псевдортоцероидам, а не актиноцероидам, как предлагалось в «Основах палеонтологии» (1962). Обсуждается вопрос о неправомерности отнесения к роду *Loxoceras* форм со вздутыми сегментами сифона. Предполагается, что пористые внутрисифонные отложения, обнаруженные у «*Loxoceras*» и, возможно, имевшиеся у других ортоконических головоногих, не препятствовали сообщению сифона и камер, и при их максимальном развитии апикальные части фрагмокона не прекращали свою гидростатическую функцию, как принято считать. Благодаря своей высокой пористости эти отложения служили аккумуляторами сифонной жидкости, возможно, используемой для коррекции веса балласта при изменении глубины погружения моллюска.

Siphuncle of «*Loxoceras*» (Pseudactinoceratidae) from the Lower Carboniferous of Central Russia: Ultrastructure, Phylogenetic Implication and Functional Morphology L.A.Doguzhaeva and A.A.Shkolin

Abstract. The siphuncle of the pseudactinoceratid «*Loxoceras*» (form with the inflated segments) was studied with the SEM for the first time. The exceptionally well preserved shell of the genus under discussion was found in the Mikhailov Horizon (the Uppermost Visean) in the Tula Region. It is shown that the endosiphuncular annular and perispacial deposits are highly porous and endosiphuncular canals are missing. The interspaces between parts of endosiphuncular deposits were previously erroneously taken for the radial canals in this form. Their lack does not confirm the assignment of «*Loxoceras*» within Actinocerida as it was assumed (Osnovy paleontologii, 1962). The question of invalidity of placement of forms possessing the segments inflated between the septa to the genus *Loxoceras* is discussed. The porous endosiphuncular deposits were probably secreted in other orthoconic cephalopods. They seemed not to stop the connection between camera and siphuncle when they were completely built, as is widely assumed, and the apical portion of the phragmocone kept to be used as hydrostatic apparatus. The porous endosiphuncular deposits are considered to be the accumulators of siphuncular liquid which was probably used for correction of the ballast weight when mollusc changed the depth of sinking.

Введение

Раннекаменноугольные прямые головоногие Центральной России, в том числе и те, которых относили к роду *Loxoceras*, обычно сохраняются в виде ядер, и даже в случаях сравнительно хорошей сохранности ра-

ковинное вещество и многие структуры сифона у них растворены (Шиманский, Журавлева, 1961, табл. 3, фиг. 1; Журавлева, Балашов, 1962, табл.3, фиг. 6; Шиманский, 1968, табл. 12, фиг. 1-4). Аналогичную сохранность имеют и раковины *Loxoceras* из нижнего

карбона Англии (Sweet, 1964, фиг. 186, 3; Шиманский, 1968, табл., 12, фиг. 5), откуда происходит типовой вид этого рода. При такой сохранности изучение сифона ограничено определением его положения, формы сегментов, наличия каналов и их местоположения, описанием формы, рельефа и местоположения внутрисифонных отложений по пустотам, оставшимся после частичного посмертного растворения раковины.

Сравнительно небольшой комплекс признаков внешней морфологии раковины и проявления гомеоморфии внешнего строения подчеркивают большое таксономическое значение строения сифона ортоконических головоногих. В связи с этим исключительной находкой можно считать раковину «*Loxoceras*», обнаруженную А.А.Школиным в михайловском горизонте Тульской области. Она имеет слабо перекристаллизованное раковинное вещество, что наглядно демонстрируют перламутровые септы и септальные нежки, снятые в сканирующем электронном микроскопе (табл. III, фиг. 1). Такая сохранность позволила впервые детально изучить строение сифона «*Loxoceras*» и на его примере сифон псевдактиноцератид, «статус, объем и систематическое положение которых являются одним из наиболее спорных вопросов систематики древнейших цефалопод» (Барсков, 1972, с. 24).

Интерес к этой раковине подчеркивается и ее принадлежностью часто встречающемуся в визейских отложениях Центральной России роду, систематическое положение которого спорно. «*Loxoceras*» со вздутыми сегментами сифона помещали в состав отрядов Actinocerida (Шиманский, Журавлева, 1961; Журавлева, Балашов, 1962; Шиманский, 1968) или Orthocerida (Sweet, 1964).

Исследования осуществлены при финансовой поддержке Международного научного фонда Дж.Сороса (грант M5G 000), а также указанного фонда и Правительства РФ (грант M5G 300).

Материал и метод

В сканирующем электронном микроскопе CamScan изучена раковина «*Loxoceras*» из михайловского горизонта (нижний карбон, верхи визе) Тульской области. От всех ранее найденных она отличается незначительной перекристаллизацией раковинного вещества. Раковина сохранилась в

виде фрагмента слегка сдавленного фрагмокона, состоящего из 10 камер. Его длина 20 мм, максимальный диаметр 15 мм. Судя по отсутствию вокруг сифона камерных отложений и неполному развитию внутрисифонных отложений, изученный фрагмент либо представлял часть фрагмокона, не очень удаленную от жилой камеры, либо моллюск погиб на сравнительно ранней онтогенетической стадии, характеризующейся неполным заполнением отложениями камер и сифона. На вентральной стороне фрагмокон заполнен камерными и внутрисифонными отложениями больше, чем на дорсальной, и камеры там примерно наполовину заняты мурально-эписептальными и в меньшей мере гипосептальными отложениями (табл. IV, фиг. 1г, 1е).

Раковина распилена в дорсо-вентральной плоскости. Медиальное и парамедиальное сечения были отполированы с помощью алмазных паст, протравлены 1-2-процентным раствором соляной кислоты до первого появления слабого рельефа и напылены золотом.

Изученный образец хранится в Палеонтологическом институте РАН под № 3871/200.

Строение и микроструктура сифона

Сифон четковидный, субцентральный, смещенный к вентральной стороне (табл. I, фиг. 1). Соотношение диаметра срединной части камеры и максимального диаметра сифона примерно 4:1. Сегменты сифона вытянуты поперек оси раковины и имеют эллипсоидальную форму (табл. II, фиг. 1). Соотношение продольного и поперечного диаметров сегмента примерно 7:4. Соотношение диаметра септального форамена и максимального диаметра сегмента примерно 1:5. Септальные нежки циртохоанитовые, короткие (табл. III, фиг. 1а, 1б). Соединительные кольца тонкие, прилегающие на значительном расстоянии к адоральной поверхности септы (табл. I, фиг. 1). Они лучше сохранились в тех сегментах, где развиты отложения периспатиума (сравни нижний и верхний сегменты на табл. II). Внутрисифонные отложения аннулярного типа, растущие от септального нежка, с большой адоральной частью и меньшей адапикальной (табл. I, фиг. 1; табл. II; табл. IV, фиг. 1). На вентральной стороне они развиты полнее, чем на дорсальной, и, сливаясь, образуют здесь почти сплошную продольную полосу (табл. I, фиг. 1а). На дорсальной стороне промежутки между соседними аннулюсами широкие (табл. I, фиг. 1а, левая

часть снимка). На вентральной стороне имеются периспатиальные отложения, отсутствующие на дорсальной стороне. Таким образом, в каждом сегменте внутрисифонные отложения состоят из трех частей: адоральной, растущей со стороны предыдущего септального некка, адапикальной, растущей со стороны последующего септального некка, и периспатиальных отложений, растущих со стороны соединительного кольца внутрь сегмента. В медиальном сечении (табл. I, фиг. 1а) центральная полость сифона широкая, вблизи соединительного кольца она отсутствует (табл. II).

Септальные некки, как и септы, имеют перламутровую микроструктуру (табл. III, фиг. 1а-1г). В септе четко выражено столбчатое строение перламутра (табл. III, фиг. 1г). Микроструктура адапикального кончика септального некка модифицирована и имеет гранулярное строение.

Соединительные кольца тонкие (табл. I, фиг. 1а), сферулито-призматические (табл. III, фиг. 1д, 1е). Адоральный конец кольца прикрепляется к наружной поверхности септального некка (табл. III, фиг. 1а, 1б, 1д), а адапикальный входит в него.

В продольном сечении внутрисифонные отложения обнаруживают веерообразное мозаичное строение (табл. II). Они разделены на отдельные сектора (табл. I, фиг. 1б, 1в) с разной ориентацией структурных элементов (табл. V, фиг. 1в-1д). Возможно, в промежутках между секторами располагались органические мембраны (табл. V, фиг. 1г). В каждом сегменте при максимальном развитии аннулюсов между ними остаются местами узкие, местами более широкие промежутки (табл. IV, фиг. 1а-1в). Они не могут быть названы каналами или следами сосудов, так как не имеют ни постоянной формы, ни выстилки. Оформленные радиальные каналы в сифоне не обнаружены. Структурные элементы, слагающие внутрисифонные отложения, представляют трубочки микроскопического диаметра (табл. V, фиг. 1в-1д), которые в продольном направлении легко принять за игольчатые призматические кристаллы. Между ними просматриваются многочисленные поры большего диаметра (табл. V, фиг. 1в-1д). Все вместе - трубчатое строение структурных элементов, их неплотное расположение и поры - создают пористое строение аннулюсов. Отложения периспатиума, не отличимые по микроструктуре от остальной части внутрисифонных отложений, присутствуют

только на вентральной стороне (табл. I, фиг. 1а; табл. II; табл. IV, фиг. 1а). В медиальном сечении они заполняют оставшееся пространство между адоральным и адапикальным аннулюсами и соединительным кольцом.

Прекрасная сохранность перламутра в изученной раковине служит индикатором незначительной перекристаллизации раковинного вещества, в том числе и слагающего внутрисифонные отложения. Поэтому обнаруженное пористое мозаичное строение внутрисифонных отложений следует рассматривать как первичное. То же касается и отсутствия радиальных каналов в сифоне «*Loxoceras*».

Систематическое положение «*Loxoceras*» (с четковидным сифоном)

Род *Loxoceras* относили к ортоцеридам или к актиноцеридам. Главное отличие последних состоит в присутствии в сифоне сосудистой системы. Считается, что следами сосудов являются продольные и радиальные каналы, обнаруживаемые на продольных и поперечных пришлифовках.

Род *Loxoceras* M'Coy, 1844 диагностируется по гладкой ортоконической раковине с наклонными септами, образующими широкую вентральную лопасть, и сифоном, занимающим положение между центром и вентральной стороной. В диагнозе рода отсутствуют сведения о строении сифона. Типовым видом рассматриваемого рода указан *Orthoceras breynii* Fleming, 1828, происходящий из нижнекаменноугольных отложений Англии. Строение его сифона описано противоречиво. Мартин (Martin, 1809), впервые описавший, и Флеминг (Fleming, 1828), установивший *O. breynii*, охарактеризовали сифон как цилиндрический, а Форд (Foord, 1888) описал сильно вздутые между септами сегменты сифона.

В «Основах палеонтологии» (1962) род *Loxoceras* рассматривается как представитель отряда Actinocerida, а его сифон характеризуется как вентральный со сфероидальными или поперечно-эллипсоидальными сегментами и радиальными каналами в их верхней части, т. е. строение сифона трактуется по описанию Форда. Помимо этого рода в состав семейства Loxoceratae Hyatt, 1900 включены *Aploceras* d'Orb., *Mstikhinoceras* Shim. и с некоторой долей условности *Campyloceras* M'Coy и *Eustenoceras* Foord.

В «Treatise on invertebrate paleontology» (1964) рассматриваемый род помещен в отряд Orthocerida среди родов с неизве-

стной надсемейственной и семейственной принадлежности. Основанием для отнесения рода к этому отряду является, по мнению Свита (Sweet, 1964), автора раздела, посвященного ортоцеридам, цилиндрическая форма сифона, указанная в первоописаниях типового вида *O. breynii*, а не четковидная форма в более позднем описании у Форда. Такое значительное расхождение в понимании строения сифона *Loxoceras* (от цилиндрического до четковидного) затрудняет, по мнению Свита (Sweet, 1964), и определение состава семейства *Loxoceratidae* (Hyatt in Zittel, 1900). Свит считает, что до того времени, пока не будет установлен голотип *O. breynii* и изучено строение его сифона, определение рода *Loxoceras* и состав семейства останутся неясными.

В.Н.Шиманский (1968) помещает *Loxoceras* вместе с тремя своими родами *Mstikhinoceras*, *Antonoceras* и *Psiaoceras* в состав надотряда *Actinoceratoidea*, отряд *Actinocerida*, семейство *Loxoceratidae*.

Позиция, изложенная в «*Treatise on invertebrate paleontology*», следует рекомендациям «Кодекса зоологической номенклатуры». Возможно, до переизучения типового материала следует дать новое родовое название форм со вздутыми сегментами сифона и внешне неотличимым от рода *Loxoceras*.

Имеющиеся сведения о детальном строении сифона, равно как и микроструктуре раковины, палеозойских ортоконических головоногих крайне ограничены из-за их плохой сохранности. Достаточно сказать, что большинство работ по строению сифона ортоконических форм с привлечением СЭМ выполнены на прямых цефалоподах только из одного местонахождения, а именно: из бакгорнских асфальтов США, соответствующих по положению нижнему пенсильванию, или московскому ярусу среднего карбона (Erben *et al.*, 1969; Ristedt, 1971; Mutvei, 1972; Hewitt, 1982; Blind, 1988).

С другой стороны, именно микроструктура раковины послужила весомым доказательством того, что самая поздняя среди известных раннемеловая безростровая ортоконическая раковина с центральным сифоном принадлежала ортоцероидному моллюску, а не колеоидному, хотя считалось, что ортоцериды вымерли в позднем триасе (Doguzhaeva, 1995).

Уникальная сохранность крупного фрагмента фрагмокона «*Loxoceras*» позволила исследовать детальное строение сифона этого моллюска и описать его в настоящей статье.

Благодаря этому установлено отсутствие в сифоне *Loxoceras* перегородок, за которые ошибочно принимали промежутки между адоральными и адапикальными частями аннулярных внутрисифонных отложений, а также между ними и отложениями периспатиума. На этом основании «*Loxoceras*» с четковидным строением сифона и другие близкие к нему роды, такие как, например, каменноугольные *Antonoceras* и *Mstikhinoceras*, было предложено рассматривать в составе подкласса *Orthoceratoidea* (семейство *Pseudactinoceratidae*), а не среди актиноцератид (Догужаева и др., 1996). Псевдактиноцератиды или псевдактиноцератины, если понимать ранг этой группы как подсемейственный (Sweet, 1964), обладают сильно расширяющимися в камерах сегментами сифона, широким бримом, превышающим длину перегородочной трубки, и соединительными кольцами, прилегающими к септам на значительном расстоянии. Их внутрисифонные отложения начинают секретироваться внутри перегородочных трубок и увеличиваются вперед значительнее, чем назад, что определяет их контакт в передней части сегмента. Внутрисифонные отложения пронизаны двумя сериями радиальных каналов, сливающихся в адоральной трети сегмента. Считается, что у них, в отличие от актиноцерид, в раннем онтогенезе были развиты менее расширенные сегменты. Полагают, что другой важной отличительной чертой является отсутствие у псевдактиноцератид периспатиума, отделяющего внутрисифонные отложения от соединительного кольца (Sweet, 1964).

О.Шиндевольф (Schindewolf, 1943) установил род *Pseudactinoceras* по фрагменту адапикальной части фрагмокона, в котором ранние сегменты имели цилиндрическую форму, как у псевдортоцерид, а последующие более вздутую, как у актиноцерид. Установив семейство *Pseudactinoceratidae*, Шиндевольф поместил его в отряд *Orthocerida*, считая, что расширенные сегменты сифона *Pseudactinoceras* являются проявлением гомеоморфного сходства с актиноцеридами. Мнение о гомеоморфном сходстве ортоцерид и актиноцерид нашло отражение в позиции А.Флауэра (Flower, 1957), включившего роды *Pseudactinoceras*, *Macroloxoceras*, *Paraloxoceras* и *Bergoceras* в состав подсемейства *Macroloxoceratinae* и поместившего его в семейство *Pseudorthoceratidae*. Его разделяет также Барсков (1972).

Все вышеприведенные черты строения сифона псевдактиноцератид были обна-

ружены у «*Loxoceras*» за исключением того, что у изученного рода имеются периспатиум и периспациальные отложения, а образования, принимаемые за каналы, являются промежутками между частями внутрисифонных отложений. Отсутствие каналов, обычно рассматриваемых в качестве следов сосудистой системы, в свою очередь снимает вопрос о развитии у псевдактиноцератид сосудистой системы и подтверждает правильность их отнесения к ортоцератоидеям.

Таким образом, микроструктурные исследования сифона «*Loxoceras*» из визейских отложений Центральной России подтверждают идею Шиндевольфа о гомеоморфном сходстве сифона псевдактиноцерид и актиноцерид, показывая, что оно ограничено формой сегментов и не распространяется на строение мягкого сифона: у первых нет сосудов в сифоне, а у последних они имеются.

Функциональная интерпретация внутрисифонных отложений

Широко распространенное и, возможно, единственное высказанное объяснение предназначения внутрисифонных отложений сводится к следующему. Эволюция ортоконических головоногих сопровождалась усилением их активного перемещения в толще воды. Для удержания при плавании длинной прямой раковины в горизонтальном положении вентральной стороной вниз служили камерные отложения, снижавшие плавучесть фрагмокона с газом в камерах. Функцию более тонкого регулятора при этом, как полагают, выполняли внутрисифонные отложения.

Барсков (1972) описывает эволюционные изменения внутрисифонных отложений псевдортоцерид следующим образом. У самых древних ордовикских представителей (семейство Troedssonellidae) внутрисифонные отложения появлялись внутри перегородочных трубок и росли назад в адикальном направлении, выстилая прилегающую часть соединительного кольца, рано прерывая тем самым сообщение сифона с камерами, что было невыгодно в смысле регуляции гидростатики раковины. Более продвинутыми считаются формы с билочальным расположением внутрисифонных отложений, направленных в обе стороны от перегородочной трубки (семейство Proteoceratidae), у которых соединительное кольцо в меньшей степени перекрывается внутрисифонными отложениями. Далее за счет обра-

зования сфероидных сегментов происходило увеличение поверхности соединительных колец (семейство Greenlandoceratidae), что замедляло процесс изоляции камеры с ростом внутрисифонных отложений. Дальнейшее развитие привело к возникновению в силуре форм, просуществовавших до конца триаса, у которых внутрисифонные отложения были направлены только вперед (семейство Pseudorthoceratidae). По представлениям Барскова, у таких форм смыкание внутрисифонных отложений, приводившее к изоляции камер, происходило с определенным отставанием во времени, что позволяло более длительное время использовать активную регуляцию гидростатики этой камеры. По мнению Барскова, у актиноцератид в раннем ордовике и у псевдактиноцератид в середине силура проблема совмещения необходимости сохранения связи сифона с камерами и образования внутрисифонных отложений в качестве баланса решена наиболее удачно за счет сфероидных сегментов, имевших большую площадь и направленные вперед внутрисифонные отложения.

Вышеизложенное объяснение разрешения противоречия между необходимостью утяжелять фрагмокон с помощью внутрисифонных отложений и регулировать плавучесть, используя камеры фрагмокона как гидростатический аппарат, построено на постулате о массивной текстуре внутрисифонных отложений. Действительно, так как эти отложения служили для утяжеления фрагмокона, было естественно полагать, что они имели массивную текстуру и препятствовали сообщению камер с сифоном. Однако при хорошей сохранности, которой обладает изученная раковина «*Loxoceras*», удалось показать, что внутрисифонные отложения обладали высокой пористостью. Это наблюдение позволяет, во-первых, ожидать, что пористые внутрисифонные отложения существовали не только у изученного рода, но и у других ортоконических головоногих, а, во-вторых, пересмотреть оценку этих отложений как препятствующих сообщению сифона и камер.

Пористость внутрисифонных отложений обеспечивала сообщение сифона и камер даже при их максимальном развитии. Кроме того, вес пористых внутрисифонных отложений, вероятно, можно было регулировать за счет нагнетания или откачки жидкости, содержащейся в них. Последнее особенно важно при изменении глубины погружения моллюска.

Заклучение

Род «*Loxoceras*» принадлежит к самому продолжительному по времени существования центральному стволу головоногих - ортоцератоидеям, известным от позднего кембрия до раннего мела, т. е. на протяжении около 400 млн. лет. От него произошли все остальные крупные таксоны головоногих, в том числе и аммоноидеи (Teichert, 1988).

Ортоцератоидеи достигли максимального родового разнообразия и численности в девоне (Журавлева, 1978). Вместе с наутилоидеями, аммоноидеями и колеоидеями ортоцератоидеи преодолели кризисный для головоногих рубеж на границе перми и триаса, когда они имели широкие ареалы, но были представлены только тремя родами (Счастливецва, 1988). Последний среди известных ортоцероидный моллюск *Zhuravlevia insperata* происходит из аптских отложений Северо-

Западного Кавказа и пока представлен единственной раковиной (Doguzhaeva, 1995).

Завершающий этап эволюции ортоцератоидей Тейхерт охарактеризовал понятием «outage», означающим продолжающийся на протяжении долгого отрезка времени эволюционный кризис, выраженный почти в полном отсутствии ископаемых представителей резко сократившейся как в отношении таксономического разнообразия, так и численности группы.

Причины долголетия ортоцератоидей не вполне ясны. Несомненно, однако, что последовательные удачные преобразования сифона являлись одной из многих составляющих этого успеха. После обнаружения у раннекаменноугольного «*Loxoceras*» пористых внутрисифонных отложений, возможно, придется отказаться от привычных идей о том, что ортоцератоидеи секретировали внутри себя камень, тянувший их ко дну.

ЛИТЕРАТУРА

- Барсков И.С. Позднеордовикские и силурийские головоногие моллюски Казахстана и Средней Азии. М.: Наука, 1972. 112 с.
- Догужаева Л.А., Журавлева Ф.А., Шиманский В.Н., Школин А.А. Микроструктура раковины и систематическое положение раннекаменноугольного головоногго моллюска *Loxoceras* // Палеонтология на рубеже столетий (к 80-летию Палеонтологического общества). Тезисы докладов XLII сессии Палеонтологического общества. СПб., 1996. С.27-28.
- Журавлева Ф.А. Девонские ортоцероды. Надотряд Orthoceratoidea // Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. 1978. Т.168. 223 с.
- Журавлева Ф.А., Балашов З.Г. Надотряд Actinoceratoidea. Актиноцератоидеи. Систематическая часть // Основы палеонтологии. Моллюски - головоногие. 1. М.: Наука, 1962. С.214-224. Основы палеонтологии. Моллюски - головоногие. 1. М.: Наука, 1962. 438 с.
- Счастливецва Н.П. Триасовые ортоцератиды и наутилиды СССР // Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. 1988. Т.229. 104 с.
- Шиманский В.Н. Каменноугольные Orthoceratida, Opococeratida, Actinoceratida и Bactritida // Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. 1968. Т.117. 151 с.
- Шиманский В.Н., Журавлева Ф.А. Основные вопросы систематики наутилоидей и родственных им групп // Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. 1961. Т.90. 175 с.
- Blind W. Comparative investigations on the shell morphology and structure of *Nautilus pompilius*, *Orthoceras* sp., *Pseudorthoceras* sp., and *Kionoceras* sp. // Cephalopods - Present and Past. Stuttgart: Schweizerbart, 1988. P.273-290.
- Doguzhaeva L.A. An Early Cretaceous orthocerid (Mollusca, Cephalopoda) from northwestern Caucasus // Palaeontology. 1995. V.37. Pt.4. P.889-899.
- Erben H.K., Flajs G., Siehl A. Die frühontogenetische Entwicklung der Schalenstruktur ectochleater Cephalopoden // Palaeontographica. Abt.A. 1969. Bd.132. Lief.1-3. S.1-54.
- Fleming J. A history of British animals, exhibiting the descriptive characters and systematical arrangement of the genera and species of quadrupeds, birds, reptiles, fishes, Mollusca and Radiata of the United Kingdom, including the indigenous extirpated and extinct kinds, together with periodical and seasonal visitans // Edinburgh, 1828. 565 p. (Cephalopoda. P.227-254).
- Flower R.H. Studies of Actinioceratida // New Mexico State Bur. Mines et Mineral Resources. 1957. Mem.2. 100 p.
- Foord A. H. Catalogue of the fossil Cephalopoda in the British Museum (Natural History). Pt 1. L., 1888. 344 p.
- Hewitt R. A. On the connecting rings of the Pseudorthocerataceae (Carboniferous Cephalopoda) // J. Molluscan Studies. 1982. V.48. P.374-375.
- Martin W. Petrificata derbiensia or figures and descriptions of petrifications collected in Derbyshire. 1809. P.1-28.
- M'Coy F. A synopsis of the characters of the Carboniferous limestone fossils of Ireland. L., 1844. P.1-274.
- Mutvei H. Ultrastructural studies on cephalopod shells. Part II. Orthoconic Cephalopoda from the Pennsylvanian Buckhorn Asphalt // Bull. Geol. Instit. Univ. Uppsala. New Ser. 1972. V.3. № 9. P.263-272.
- Ristedt H. Zum der orthoceriden Cephalopoden // Palaeontographica. Abt.A. 1971. Bd. 137. S.155-195.
- Schindewolf O.H. Über das Apicalende der Actinoceren (Cephal., Nautil.) // Reichsamt. Bodenforsch. Jahrb. 1943. Bd.62. S.207-247.
- Sweet W.C. Nautiloidea Orthocerida // Treatise on invertebrate paleontology. Part K. Mollusca 3, Cephalopoda. Boulder; Lawrence: Geol. Soc. of America; Univ. Kansas Press, 1964. P.K 216 - K 261.
- Teichert C. Main features of cephalopod evolution // The Mollusca. V.12. Paleontology and neontology of cephalopods. L.: Acad. Press, 1988. P.11-79.
- Treatise on invertebrate paleontology. Part K. Mollusca 3, Cephalopoda. Boulder, Lawrence: Geol. Soc. America; Univ. Kansas Press: 1964. 519 pp.
- Zittel K. A. Text-book of palaeontology (translated and edited by C. A. Eastman). L., N.-Y.: Macmillan et Co. 1900. 706 p.

ФОТОТАБЛИЦЫ И ОБЪЯСНЕНИЯ К НИМ

Снято в СЭМ

ТАБЛИЦА I

Фиг. 1. «*Loxoceras*» sp., экз. № 3871/200; 1а - медиальное сечение раковины, фрагмент сифона из пяти сильно вздутых сегментов; центральная незанятая внутрисифонными отложениями полость широкая; на вентральной стороне (справа) внутрисифонные отложения развиты полнее, соседние аннулюсы сливаются и образуют здесь сплошную полосу; на дорсальной стороне (слева) аннулюсы разделены широкими промежутками (бар 1мм); 1б - парамедиальное сечение (ближе к латеральной стороне) трех сегментов сифона (бар 1 мм); 1в - увеличенная деталь 1б, показывающая мозаичное строение аннулярных внутрисифонных отложений (бар 0.3мм).



ТАБЛИЦА II

Фиг. 1. «*Loxoceras*» sp., экз. № 3871/200; парамедиальное сечение двух сегментов сифона; мозаико-веерообразный рисунок адоральных частей аннулюсов внутрисифонных отложений, отсутствующий в адапикальных частях аннулюсов и в периспациальных отложениях; соединительное кольцо тонкое (бар 1 мм).

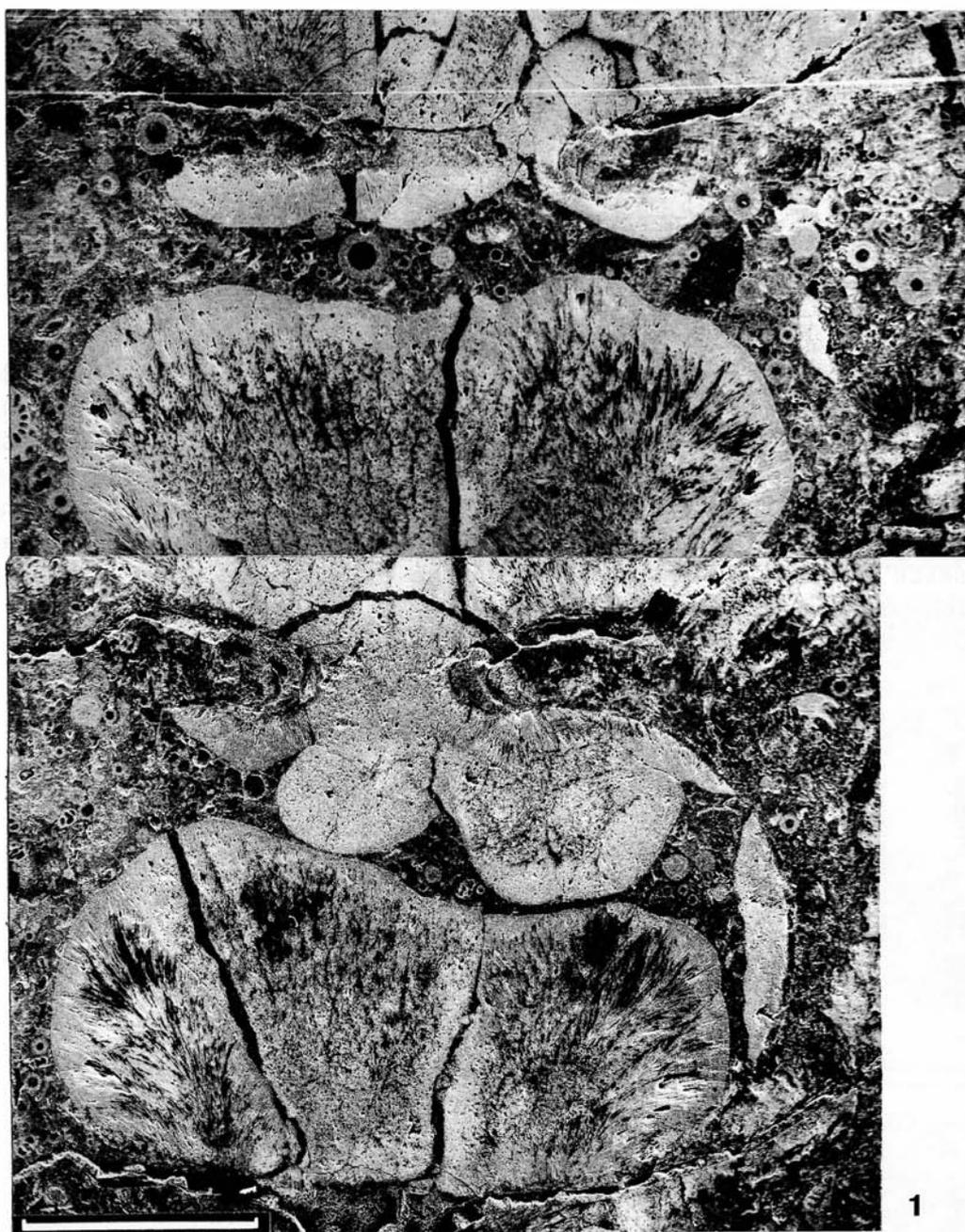
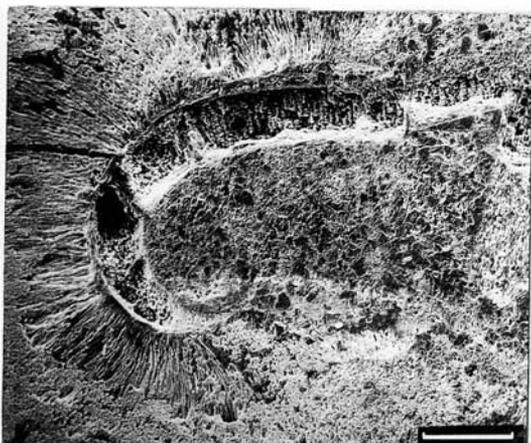
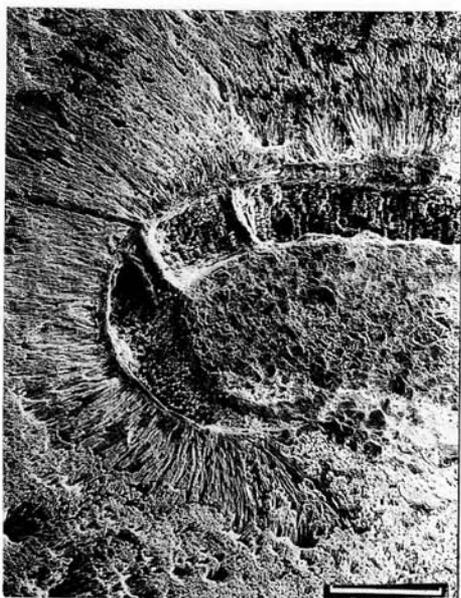


ТАБЛИЦА III

Фиг. 1. «*Loxoceras*» sp., экз. № 3871/200; 1а - септа, септальный неkk, внутрисифонные отложения и соединительное кольцо (бар 0.1 мм); 1б - увеличенная деталь 1а, показывающая прикрепление соединительного кольца к наружной поверхности септального некка (бар 0. 1 мм); 1в - перламутровая микроструктура септы, увеличенная деталь 1а (бар 0. 03 мм); 1г - таблички перламутра в септе образуют столбики - столбчатый тип перламутра, характерный для наружнораковинных головоногих, увеличенная деталь 1в (бар 0.01 мм); 1д - фрагментарно сохранившееся тонкое соединительное кольцо, примыкающее к наружной поверхности септального некка (бар 0. 1 мм).



1а



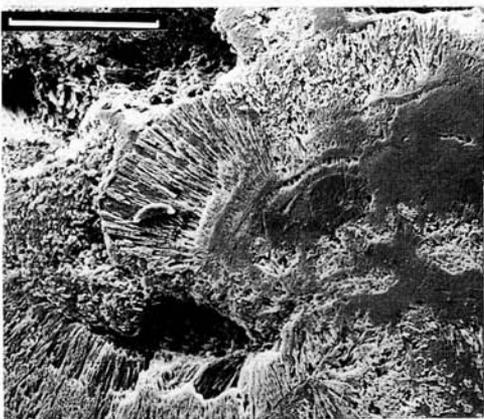
1б



1в



1г



1д

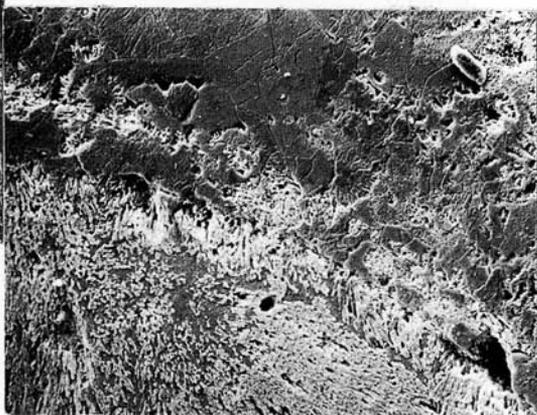


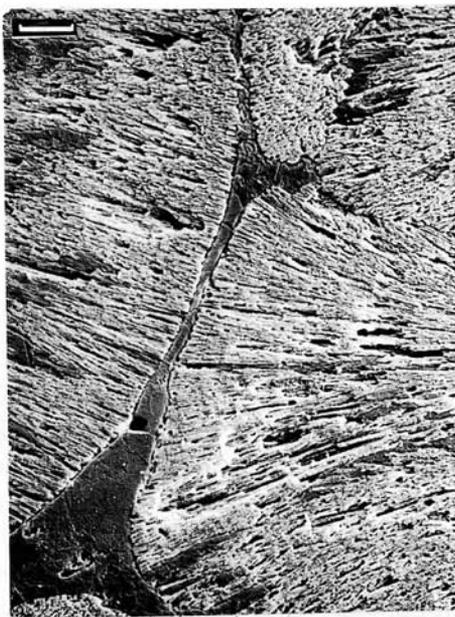
ТАБЛИЦА IV

Фиг. 1. «*Loxoceras*» sp., экз. № 3871/200; медиальное сечение сегмента сифона с внутрисифонными отложениями на вентральной стороне, состоящими из трех частей: большей адоральной части предыдущего аннулюса, меньшей по размерам адапикальной части последующего аннулюса и отложений периспатиума, примыкающих к соединительному кольцу (бар 1 мм); 1б - два аннулюса, разделенные щелевидным промежутком, аннулюсы сложены трубчатыми скелетными элементами (бар 0. 5 мм); 1в - увеличенная деталь 1б, показывающая, что зазор между аннулюсами не имеет выстилки и не является сосудом (бар 1 мм); 1г - медиальное сечение вентральной части камеры, периферическая половина которой заполнена камерными отложениями, сифон слева (бар 1 мм); 1д - увеличенная деталь 1г, показывающая строение камерных отложений вблизи той части камеры, которая не имеет камерных отложений, здесь призматические слои не имеют строгой упорядоченности, они обрываются, выклиниваются и быстро меняют толщину (бар 0. 1 мм); 1е - мурально-эписептальные камерные отложения в камере, расположенной адорально по отношению к предыдущей, в них прослеживаются извилистые линии роста, судя по которым заполнение камеры начиналось в угловой части вблизи ранее сформированной септы (бар 1 мм).

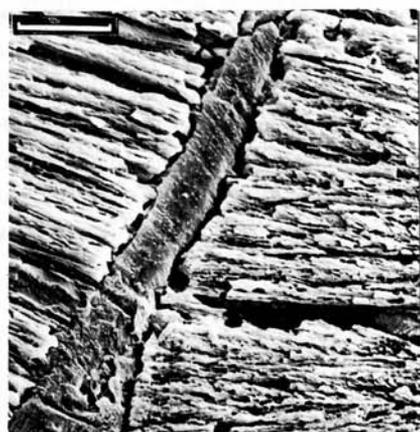
1а



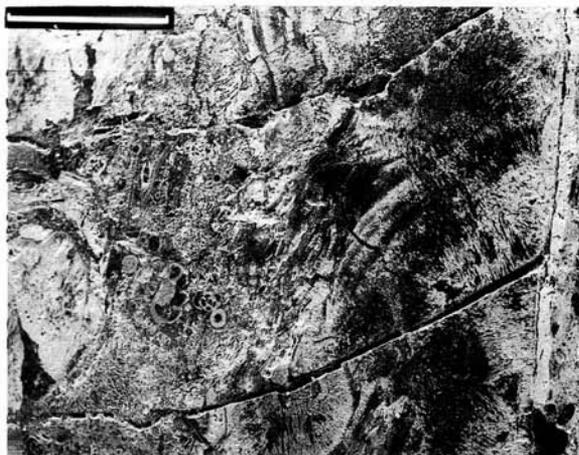
1б



1в



1г



1д



1е

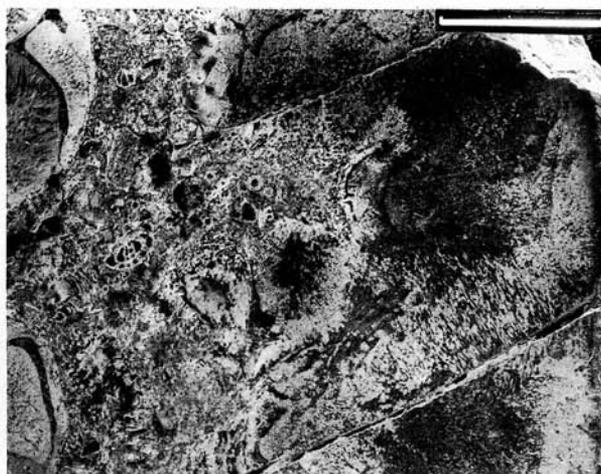
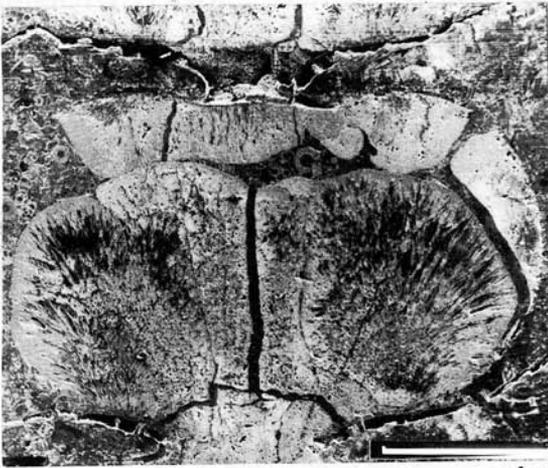
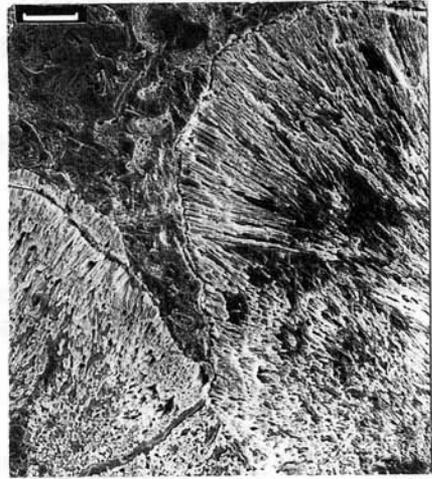


ТАБЛИЦА V

Фиг. 1. «*Loxoceras*» sp., экз. № 3871/200; 1а - парамедиальное сечение сегмента сифона вблизи его периферии (вентральная сторона справа), большая часть сифонных отложений образована адоральными частями аннулюсов адапикального септального некка, в верхней части сифона к ним примыкают адапикальные части аннулюсов адорально расположенного септального некка, смыкание происходит в верхней части сегмента, периспатиальные отложения отделены промежутком от остальных частей внутрисифонных отложений (бар 1 мм); 1б - поверхность аннулюсов четко оконтурена, возле нее заканчиваются длинные игольчатые скелетные элементы, слагающие внутрисифонные отложения (бар 0. 03 мм); 1в - пористое строение аннулюсов внутрисифонных отложений, они образованы не призматическими кристаллами, а полыми трубочками (бар 0. 01 мм); 1г - другой участок внутрисифонных отложений, также показывающий пористое строение и трубчатые элементы, из которых они состоят (бар 0. 01 мм); 1д - три сектора с разным направлением роста структурных элементов, хорошо выражена пористость строения аннулюсов (бар 0. 01 мм); 1е - участок с сильнее перекристаллизованными и потому массивными внутрисифонными отложениями (бар 0. 01 мм).



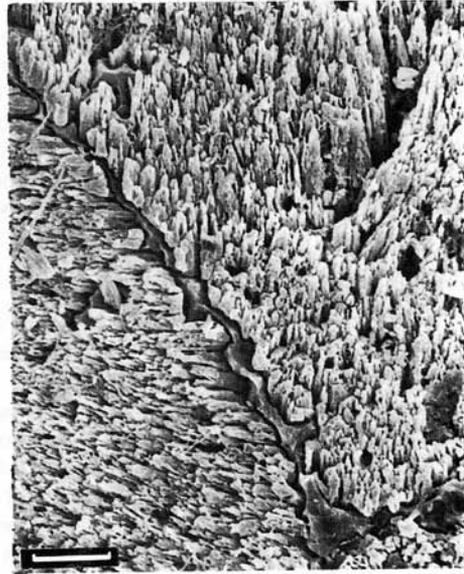
1а



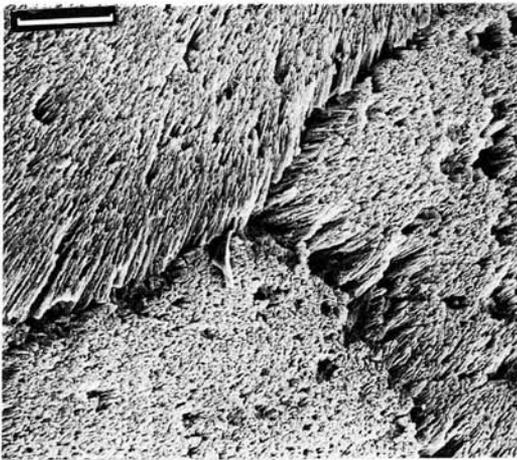
1б



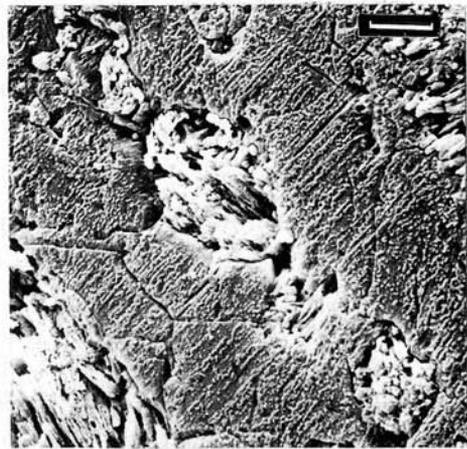
1в



1г



1д



1е

АММОНИТОВЫЕ ЗОНЫ ИНДСКОГО ЯРУСА (НИЖНИЙ ТРИАС) И ИХ КОРРЕЛЯЦИЯ

А.А. Шевырев

Палеонтологический институт РАН
Профсоюзная ул., 123, Москва, 117868 Россия

Типовой областью нижнего инда являются Центральные Гималаи Индии, а верхнего инда - Соляной кряж Пакистана. Нижний инд включает отоцеровые и офицеровые слои. Наиболее полно отоцеровые слои развиты в Бореальной области, где они охватывают зоны *concautum* и *boreale*. Зона *woodwardi* Центральных Гималаев коррелируется с верхами зоны *boreale* и низами офицеровых слоев Бореальной области. Верхний инд начинается с появления микотоцератид. Этот уровень легко прослеживается как в тетических, так и в бореальных разрезах. Верхняя граница индского яруса проходит в низах цератитового песчаника (базальная часть зоны *flemingianus*) Соляного кряжа и в основании зоны *hedenstroemi* Бореальной области. Описаны разрезы Центральных Гималаев, Кашмира, Непала, Китая, Соляного кряжа, Арктической Канады и Сибири. Приведена схема их зональной корреляции.

Induan (Triassic) ammonite zones and their correlation A.A. Shevyrev

Abstract. The Induan and the Olenekian stages are recognized in the Lower Triassic. The type locality for the Lower Induan is in the Central Himalayas. The Upper Induan has its type locality in the Salt Range. The Lower Induan comprises the *Otoceras* and *Ophiceras* beds. *Otoceras* beds are best displayed in the Boreal Realm where they embrace the *Concautum* and *Boreale* zones. The Himalayan *Woodwardi* Zone is correlated with the upper part of the *Boreale* Zone and the basal part of the *Ophiceras* beds in the Boreal Realm. The Upper Induan is started with the first appearance of meekoceratids. This level easily is traced in the Tethyan as well as in the Boreal sections. The upper boundary of the Induan Stage is drawn within the Ceratite sandstone (at the basal part of the *Flemingianus* Zone) in the Salt Range and at the base of the *Hedenstroemi* Zone in the Boreale Realm. The Induan sections of the Central Himalayas, Kashmir, Nepal, China, Salt Range, Arctic Canada and Siberia are described. The scheme of their zonal correlation is given.

В настоящее время существует несколько вариантов ярусного расчленения нижнего триаса - от одноярусного до четырехъярусного, причем с различными названиями и всевозможными зональными комбинациями. Большинство предложенных ярусов не получило широкого признания. Некоторые из них не привились вообще, другие используются только в узких региональных рамках.

Наиболее популярными в наши дни оказались лишь два ярусных варианта.

В России традиционно принято делить нижний триас на индский и оленекский

ярусы, предложенные более 40 лет назад Л.Д.Кипарисовой и Ю.Н.Поповым (1956).

Другую схему ярусного расчленения, получившую широкое распространение в последние годы, разработал Э.Т.Тозер (Tozer, 1965, 1967). Опираясь на разрезы Арктической Канады, он выделил в нижнем триасе четыре яруса: грисбахский, динерский, смитский и спатский, из которых первые два соответствуют инду, а остальные - оленеку.

В начале 80-х годов триасовая комиссия Межведомственного стратиграфического комитета СССР рекомендовала исполь-

зывать инд и оленек в качестве стандартных ярусов (Жамойда и др., 1982). В 1991 г. этот же вариант был одобрен и триасовой подкомиссией Международной стратиграфической комиссии на симпозиуме в Лозанне (Visscher, 1992).

Идея двучленного деления нижнего триаса берет свое начало от Л.Спата (Spath, 1930, 1934), который разделил нижний отдел триасовой системы на нижний и верхний зотриас (табл. 1). Нижний зотриас включал подразделения *Otoceratan*, *Gyronitan* и *Flemingitan*, а верхний - *Owenitan*, *Columbitan* и *Prohungaritan* (или *Olenikitan?*), названные по характерным родам аммоноидей. Подразделения нижнего зотриаса охватывали серию видовых зон, установленных в Центральных Гималаях и Соляном кряже. В двух нижних подразделениях верхнего зотриаса различались только родовые зоны, установленные на западе США.

Четверть века спустя Л.Д.Кипарисова и Ю.Н.Попов предложили назвать нижний зотриас Спата индским ярусом, а верхний - оленекским. При этом сначала они провели границу между индом и оленеком в основании зоны *Owenites* (Кипарисова, Попов, 1956, 1961), а затем опустили ее до середины зоны *Flemingites* (см. табл. 1), считая, что верхи флемингитового и низы овенитового подразделений Спата синхронны, поскольку содержат очень близкие комплексы аммоноидей (Кипарисова, Попов, 1964). В таком объеме эти ярусы принимаются большинством исследователей и ныне. Я тоже стою на этой позиции.

За стратотип индского яруса Кипарисова и Попов приняли вначале разрез Центральных Гималаев и Соляного кряжа. Однако в своем последнем варианте ярусного расчленения они предложили считать таковым только разрез Соляного кряжа, ошибочно полагая, что зона *Ophiceras connectens* этого разреза является полным стратоквивалентом гималайских отоцеровых и офицеровых слоев (Кипарисова, Попов, 1964).

За нижнюю границу триаса традиционно принимается основание отоцеровых слоев, впервые обнаруженных в Центральных Гималаях Индии. Более 100 лет назад Грисбах (Griesbach, 1880), проводивший там геологические исследования, нашел в скале Шалшал, около перевала Нити (Паинкханда), выше пермских сланцев

Кулинг своеобразных аммонитов, которых он отнес к новым родам *Otoceras* и *Ophiceras*. Закрывающие их отложения он назвал отоцеровыми слоями, рассматривая их как базальную часть триаса. Позже представители рода *Otoceras* были обнаружены и в других районах Гималаев (Спити, Кашмир, Непал, Южный Тибет), а также в Гренландии, на Аляске, Шпицбергене, в Сибири и на арктических островах Канады. После неудавшейся попытки Ф.Нётлинга (Noetling, 1900, 1904), предпринятой в начале века, отнести отоцеровые слои к перми их триасовый возраст долгое время считался общепризнанным.

Однако в последние годы эта традиционная точка зрения подверглась массивной атаке, особенно со стороны специалистов, занимающихся конодонтами. Предпринимаются отчаянные усилия ревизовать границу перми и триаса. Проблема приобрела такую остроту, что Международная подкомиссия по триасовой стратиграфии была вынуждена создать в 1981 г. специальную рабочую группу для определения нижней границы триаса и выбора для нее глобального стратотипа. Вначале большинство группы склонялось к признанию этой границы в основании отоцеровых слоев. Однако вскоре сторонники традиционной точки зрения оказались в меньшинстве. Победу одержали члены группы, поддержавшие предложение китайского профессора Иня (Yin, 1985, 1993; Yin, *et al.*, 1996 b) проводить нижнюю границу триаса по первому появлению конодонта *Isarcicella parva* (Kozur et Pjatakova), которое приурочено к верхней части отоцеровых слоев. По существу сделана попытка заменить аммонитовый стандарт конодонтовым.

По этой версии, граница перми и триаса проходит не в основании, а внутри отоцеровых слоев. Главным поводом для такого решения послужила опирающаяся на конодонтов корреляция нижних отоцеровых слоев с паратиролитовыми и псевдотиролитовыми слоями чансинского яруса (Kozur, 1989, 1994; Kozur *et al.*, 1996). С точки зрения аммонитолога, подобная корреляция не выдерживает критики (Шевырев, Лозовский, 1998; Шевырев, 1999 а, б). Во-первых, паратиролитовые (или псевдотиролитовые) слои содержат типичный комплекс пермских аммонитов (*Paratirolites*, *Dzhulfites*, *Abichites*, *Pseudotirrolites*, *Pseudogastriceras*, *Xenodiscus*, *Julfotoceras* и др.), которых нет в

Таблица 1. Изменение взглядов на положение границы между индским и оленекским ярусами.

Spath, 1934			Кипарисова, Попов				
			1956, 1961		1964		
Верхний эотриас	Prohungaritan (Olenikitan?)		Оленек	<i>Prohungarites</i>	Оленек	<i>Prohungarites</i>	
	Субколумбитовые слои			<i>Columbites</i>		<i>Columbites</i>	
	Columbitan	<i>Columbites</i> <i>Tirolites</i>		<i>Owenites</i>		Оленек	<i>Owenites</i>
	Owenitan	<i>Anasibirites</i> <i>Owenites</i> <i>Pseudosageceras</i>					
Нижний эотриас	Flemingitan	<i>Flemingites flemingianus</i> <i>Koninckites volutus</i>	Инд	<i>Flemingites</i>	Инд		
	Gyronitan	<i>"Celtites" fallax</i> <i>Prionolobus rotundatus</i> <i>"Celtites" radiosus</i>		<i>Gyronites</i>		<i>Gyronites</i>	
	Otoceratan	<i>Ophiceras tibeticum</i> <i>Episageceras dalailamae</i> <i>Otoceras woodwardi</i>		<i>Otoceras</i>		<i>Otoceras</i>	

отоцеро-вых слоев. Во-вторых, род *Otoceras* по сложности своей лопастной линии и степени дифференциации ее элементов заметно превосходит своего предка *Julfotoceras* из паратиролитовых слоев Ирана (Vando, 1973). Поэтому заключающие их слои вряд ли можно считать одновозрастными. Наконец, офицератиды из отоцеро-вых слоев (*Hypophiceras*, *Metophiceras*, *Shalshalia*, *Ophiceras* и др.) отличаются от близких к ним пермских ксенодисцид принципиально иным характером морфогенеза лопастной линии (Шевырев, 1990), демонстрирующим начало нового этапа в эволюции цератитов. Все это заставляет меня сохранять приверженность прежней традиции проводить границу перми и триаса в основании отоцеро-вых слоев.

В качестве глобального стратотипа и точки для нижней границы триаса рабочая

группа рекомендовала разрез на южном склоне горы Мейшань в китайской провинции Чжэцзян (Yin, 1993). На мой взгляд, это не лучший выбор (Шевырев, 1999а). В пограничных слоях мейшаньского разреза много конодонтов, составляющих филогенетические линии, но очень мало аммонитов, которые к тому же плохой сохранности. Из черных глин слоя 26 (0,06 м), залегающего в основании формации Инькен, вместе с пермскими брахиоподами собраны *Otoceras?* sp., *Hypophiceras* cf. *martini* Trümpy, *H. changxingense* Wang, *Metophiceras* sp., *Tompophiceras* sp., *Pseudogastrioceras* sp., *Pseudosageceras* sp. (Wang, 1984; Yin et al., 1996 a). В этом аммонитовом комплексе смешаны пермские и триасовые формы. *Pseudogastrioceras* с его спиральной скульптурой - типичный представитель чансинской биоты. *Otoceras*,

Hypophiceras и *Metophiceras* характерны для самых низов триаса. *Tomphoceras* - бореальный род, который появляется обычно на более высоком стратиграфическом уровне, а *Pseudosageceras* во всех остальных разрезах мира известен начиная с верхнего инда. Этот причудливый комплекс - результат ошибочного определения, связанного с плохой сохранностью аммонитов, раковины которых деформированы и в большинстве случаев без видимых лопастных линий. *Otoceras* из этого комплекса может быть представителем араксocerатид. *Tomphoceras* - это, по-видимому, *Paratiroilites*, а *Metophiceras*, возможно, из рода *Shevyrevites*. *Hypophiceras* не отличается от пермских ксенодисцид. Поэтому слой 26 мейшаньского разреза я склонен относить к чансину. Бесспорные триасовые аммониты, принадлежащие к неопределенным офицератидам, появляются только в доломитизированных известняках слоя 29 и выше. Они характеризуют тот биостратиграфический уровень триаса, который располагается выше отоцеровых слоев. Положение нижней границы триаса в этом разрезе остается неясным.

Считая, что базальная граница триаса проходит в основании отоцеровых слоев, перейдем к рассмотрению конкретных разрезов, в которых отложения индского яруса представлены наиболее полно.

Разрезы Тетической области

Как указывалось уже, в основу зонального расчленения инда легла последовательность аммоноидей в разрезах Центральных Гималаев и Соляного кряжа, где она была изучена еще в конце прошлого века (Griesbach, 1880; Waagen, 1895; Diener, 1897).

В базальных отложениях гималайского триаса различаются зоны *Otoceras woodwardi* и *Ophiceras tibeticum*, составляющие нижний инд. Их руководящие виды впервые были найдены Грисбахом (Griesbach, 1880) в скале Шалшал. Здесь отоцеровые-офицеровые слои, имеющие общую мощность около 1 м, состоят из черных известняков (0,3 м) с *Otoceras woodwardi* Griesbach, *Metotoceras dieneri* Spath, *Ophiceras tibeticum* Griesbach, *Episageceras dalailamae* Diener, глинистых сланцев (0,4 м) с *E. dalailamae*, *Pseudoprotychites scheibleri* (Diener) и черных известняков (0,15 м) с *Otoceras*

woodwardi, *Ophiceras sakuntala* Diener, *O. tibeticum* (Diener, 1912; Kummel, 1972). По всему разрезу встречаются *Shalshalia himalayana* (Griesbach), *Vishnuites pralambha* Diener и *Anotoceras nala* (Diener). Выделение базальных стандартных зон в скале Шалшал затруднено, поскольку их руководящие формы встречаются как в нижних, так и в верхних известняках. Правда, среди геологов, изучавших этот разрез в последние годы, бытует мнение, что раковины *O. woodwardi* в верхнем горизонте известняков переотложены (Bhatt, Arora, 1984).

В другом, не менее известном гималайском обнажении Лиланг, или Лалунг (Спити), столь же маломощные отоцеровые-офицеровые слои делятся на массивные базальные известняки (0,12 м) с *Otoceras woodwardi*, *Episageceras dalailamae*, *Anotoceras nala*, *Ophiceras sakuntala*, немые песчанистые известняки (0,46 м) и верхние известняки (0,42 м) с *Ophiceras tibeticum*, *O. sakuntala*, *Bernhardites? radians* (Krafft) и кларайями (Diener, 1912). В 1976 г. аналогичный разрез был изучен индийскими геологами на правом берегу сухого русла Лингги, против сел. Лалунг (Bhatt, Joshi, 1981). Здесь отоцеровые-офицеровые слои расчленяются на плотные массивные известняки (0,54 м) с *Otoceras woodwardi*, *Ophiceras sp.*, *Shalshalia himalayana* и серые плитчатые известняки (0,44 м) с *Ophiceras sp.*, *Sh. himalayana*, *Episageceras dalailamae*, «*Flemingites*» *sp.* (вероятно, *Bernhardites*) и кларайями (рис.1). Как и в предыдущем разрезе, отчетливо различаются зоны *woodwardi* (нижние известняки с *Otoceras* и *Ophiceras*) и *tibeticum* (верхние известняки с *Ophiceras*, но без *Otoceras*). Во всех случаях триасовые известняки несогласно залегают на пермских сланцах Кулинг, причем в разрезе Лингги их разделяет лимонитизированный галечниковый слой мощностью 0,10-0,12 м.

Выше офицеровых слоев (зона *tibeticum*) в Центральных Гималаях издавна выделяются «микоцеровые» и «геденстремиевые» слои (Noetling, 1905; Krafft, Diener, 1909; Diener, 1912). Наиболее отчетливо они выражены около Лиланга, в Спити (рис. 1). Здесь на известняках с *Ophiceras tibeticum* залегают комковатые известняки и сланцы (1 м) с *Prionolobus*, *Pleurogyronites*, *Fuchsites*, *Lilastroemia*, *Lilangia*, *Ambites*, *Radioceras*, *Colchenoceras?*, *Kingites*, *Protychites*, *Clypeoceras*, *Clypites*, *Aspitella*, *Himoceras*. Они представляют «микоцеровые»

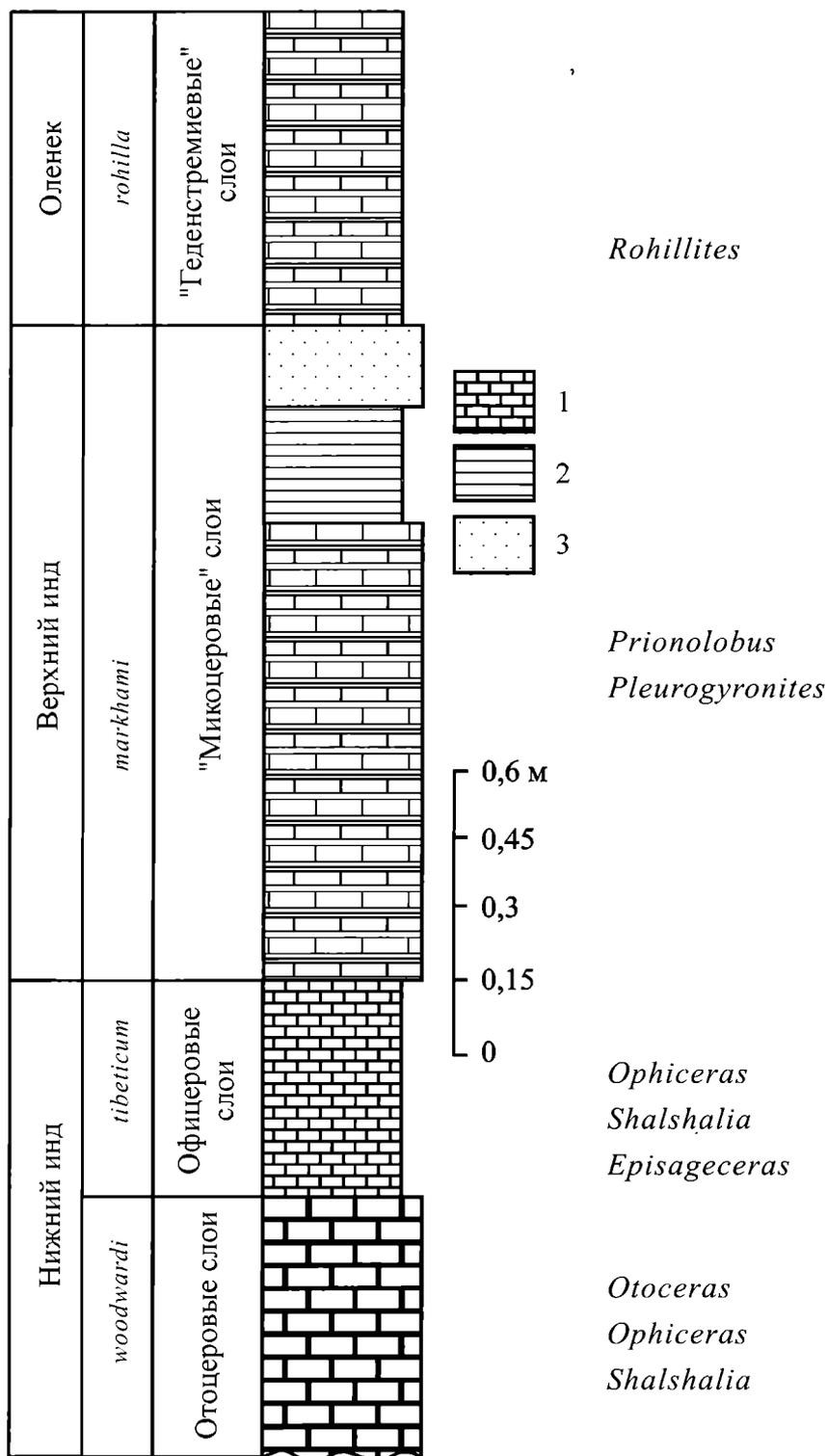


Рис. 1. Стратотипический разрез нижнего инда в Спити, Центральные Гималаи (по данным Krafft, Diener, 1909; Diener, 1912; Bhatt, Joshi, 1981). Обозначения: 1 - известняки, 2 - глинистые сланцы, 3 - песчаники.

слои, или зону *Prionolobus markhami*. Выше следуют сланцы (0,25 м) и песчаники (0,18 м) без определяемых аммоноидей.

Самая большая мощность отоцеровых и офицеровых слоев, превышающая 16 м, за-

фиксирована в кашмирском ущелье Гурюл, восточнее Сринагара. Изучение этого разреза началось еще во второй половине прошлого - начале нынешнего века и после длительного перерыва возобновилось лишь в 1969 г. совместны-

ми усилиями японских и индийских геологов (Nakazawa *et al.*, 1975; Bando, 1981; Nakazawa, 1981, 1993; Nakazawa, Кароог, 1981; Кароог, 1992, 1996).

Пермская формация Зенон заканчивается в этом ущелье песчанистыми известняками. Вышележащая формация Хунамух образована чередованием известняков и глинистых сланцев. Она делится на несколько пачек, различающихся соотношением этих пород. Нижняя пачка Е (слои 47-70) состоит из сланцев с прослоями известняков общей мощностью 18,6 м. Она расчленяется на три части, различающиеся характером сланцев.

Нижняя часть Е₁ (слои 47-51, мощность 2,6 м) представлена темно-серыми и черными глинистыми сланцами с тонкими прерывающимися слоями известняков. В сланцах встречаются мелкие пермские брахиоподы, двустворки, редкие фораминиферы, немногочисленные и плохо сохранившиеся конодонты, неопределенные аммониты (ксенодисциды или офицератиды, возможно *Hypophiceras*). Эта часть разреза выделена в зону *Hypophiceras*?

Средняя часть Е₂ (слои 52-59, мощность 6,1 м) сложена черными и темно-серыми плитчатыми сланцами, чередующимися с прослоями известняков, в которых найдены *Otoceras woodwardi*, *Lytophiceras bandoi* Waterhouse, *L. nakazawai* Waterhouse, *Shalshalia himalayana* (Griesbach), *Bernhardites lissarensis* (Diener). Эта часть разреза рассматривается как зона *woodwardi*.

Верхняя часть Е₃ (слои 60-70, мощность 9,9 м) состоит из черных сланцев с прослоями известняков. Сланцы менее плитчатые, чем в Е₂. В нижних слоях найдены *Ophiceras tibeticum* Griesbach, *O. paraserpentinum* Waterhouse, *Metophiceras kapoori* Waterhouse, в верхних - *Ophiceras* sp. В этой части разреза различаются аммонитовые зоны *tibeticum* (слои 60-64) и *Ophiceras* sp. (слои 65-69).

Выше офицеровых слоев обнажается толща чередующихся глинистых сланцев, известняков и песчаников. Она делится на пять пачек - от F до J, из которых только нижние две относятся к инду. Из пачки F (слои 71-77), сложенной чередованием сланцев и известняков (18 м), определены *Ophiceras*, *Clypeoceras*, *Proptychites*, *Paranorites*, *Vishnuites*, *Kummelia* (зона *Paranorites-Vishnuites*). В вышележащей пачке G (слои 78-85), образованной известняками с прослоями

сланцев (36,4 м), найдены *Prionites* и *Radioceras* (зона *Prionites*-«*Koninckites*»). Следующая пачка H (слои 86-91) сложена чередованием известняков, сланцев и песчаников (43,1 м). В своей базальной части, состоящей из чередующихся известняков и сланцев (11,1 м), она содержит *Proptychites*, *Owenites*, *Kashmirites*, *Anakashmirites*, *Wasatchites*, *Meekoceras* (зона *Owenites-Kashmirites*). Этот комплекс аммонитов характерен для низов оленекского яруса.

Наиболее полный и фаунистически самый богатый разрез нижнего триаса описан с верховьев р.Марсянги, в северной части Центрального Непала (Waterhouse, 1994, 1996a,b). Он находится в массиве Чулу, севернее сел.Брага.

Здесь на верхнепермских известняках и сланцах формации Марсянги с небольшим перерывом залегают серые плотные доломитизированные карбонаты пачки Пенгба (0,35 м), оранжево-красные или желтовато-коричневые на выветрелой поверхности. В нижней части этой пачки (0,25 м) встречены *Otoceras woodwardi*, *Bernhardites lissarensis* (Diener), *Shevyrevoceras ellipticum* (Diener), *Zakharovites* (= *Tompophiceras*) *zakharovi* Waterhouse, *Lytophiceras bandoi* Waterhouse, *Shalshalia himalayana* (Griesbach), *Pseudoproptychites* aff. *scheibleri* (Diener), а в верхней (0,10 м) - *Metotoceras dieneri* Spath и *Shalshalia himalayana* (Griesbach). Пачка Пенгба представляет зону *woodwardi* с подзоной *dieneri*.

Вышележащая пачка Чегаджи сложена серыми массивными известняками (1,2 м), красноватыми на выветрелой поверхности. В ее базальной части (0,7 м) найдены *Bernhardites delectus* Waterhouse и *Lytophiceras ptychodes* (Diener), в средней (0,20 м) - *Ophiceras* и *Lytophiceras*, в верхней (0,30 м) - *Pseudosageceras* sp., *Metophiceras kapoori* Waterhouse, *Bernhardites delectus* Waterhouse, *Altoconchella delinques* Waterhouse, *Tilichonia typus* Waterhouse, *Ophiceras tibeticum* Griesbach, *O. paraserpentinum* Waterhouse, *Lytophiceras chamunda* (Diener), *L. medium* (Griesbach), *L. ptychodes* (Diener), *Vishnuites pralambha* Diener, *Himophiceras spathi* Waterhouse, *Gyronites chigajiensis* Waterhouse, *Ambites* sp., *Mesokantoa alta* Waterhouse, *M. lichuanensis* Waterhouse, *Zhaojinkeoceras nepalense* Waterhouse, *Kymatites attenuatus* Waterhouse, *Pseudo-*

proptychites aff. scheibleri (Diener). Пачка Чегаджи выделяется как зона *tibeticum* с подзоной *ptychodes* в основании.

Обе рассмотренные пачки составляют формацию Пангджанг. Уотерхаус (Waterhouse, 1994) отнес ее к гангетскому ярусу, используя полузабытое название, предложенное для этого интервала 100 лет назад Динером и Ваагеном (Mojsisovics *et al.*, 1895).

Выше обнажаются серые, красные на выветрелой поверхности, плотные доломитизированные известняки пачки Сабче (0,3 м) с *Gyronites*, *Lilangia*, *Gyrolecanites*, *Radioceras*, *Kingites*, *Paranorites*, *Koninckites*, *Clypeoceras*, *Aspitella*, *Glypites* (зона *Gyronites frequens*). Их перекрывает белый сахарный известняк пачки Джаргенг (0,3 м), из нижней части которого описаны *Himoceras*, *Gyrophiceras*, *Lilangia*, *Radioceras*, *Khangsaria*, *Xenodiscoides*, *Proptychites*, *Ussuriceras*, *Vavilovites*, *Koninckites*, а из верхней - *Gyronites*, *Khangsaria*, *Radioceras*, *Kymatites* и *Proptychites* (зона *Proptychites abundans*). В самых верхах этой пачки найдены *Prejuvenites*, *Lilangia*, *Radioceras*, *Proptychites*, *Kingites*, *Lilastroemia* (подзона или зона *Kingites elegans*). Выше обнажаются красноватые на выветрелой поверхности, плотные доломитизированные известняки, чередующиеся с аргиллитами. Они составляют пачку Кангла (0,5 м), из которой описаны *Gyrophiceras*, *Gyronites*, *Pleurogyronites*, *Gyrolecanites*, *Lilangia*, *Radioceras*, *Khangsaria*, *Wyomingites?*, *Proptychites*, *Paranorites*, *Koninckites*, *Clypites*, *Clypeoceras* (зона *Pleurogyronites jomsomensis*).

Пачки Сабче, Джаргенг и Кангла составляют формацию Кангшар, выделенную в аннапурнский ярус (Waterhouse, 1996 а).

Интересный разрез нижнего инда открыла в середине 70-х годов китайская научно-исследовательская группа в Южном Тибете, около пос. Селон, расположенного на высоте 4566 м над уровнем моря (Wang *et al.*, 1988; Jin *et al.*, 1996). Триас, несогласно залегающий на пермских известняках формации Селон, начинается здесь коричнево-желтыми доломитизированными известняками формации Каншаре (0,4 м) с *Otoceras latilobatum* Wang (зона *latilobatum*). Выше их сменяют серые и желтые доломитизированные известняки (0,2 м) с *Otoceras woodwardi* (зона *woodwardi*). Их перекрывают жел-

товато-серые биокластические известняки (1,6 м) с *Ophiceras tibeticum* (зона *tibeticum*). Выше офицеровых слоев различаются зоны *Gyronites psilogyrus* и *Proptychites kwangsiensis* (Wang, He, 1980). Впервые их выделил Чжао (Chao, 1959), который построил свою зональную схему по разрозненным находкам аммоноидей в формации Лоулоу на западе Гуанси-Чжуанского автономного района (провинция Гуанси). Нижний уровень он назвал зоной *Vishnuites marginalis*, для которой привел следующий комплекс аммоноидей: *Prionolobus*, *Paranorites*, *Koninckites*, *Vishnuites*, *Subinyoites*, *Xenodiscoides*. Позже китайские исследователи заменили ее зоной *psilogyrus*, стратотип которой находится в Тулоне (Южный Тибет, округ Нялам), где ее характеризуют *Gyronites*, *Prionolobus*, *Kymatites*, *Koninckites*, *Clypeoceras*, *Rohillites* (Wang, He, 1976, 1980). Для следующей зоны *kwangsiensis* Чжао привел *Proptychites*, *Pseudosageceras*, *Flemingites*.

В качестве стратотипической области верхнего инда рассматриваются Соляной кряж и хребет Сургхар в Западном Пакистане. Здесь триас начинается с формации Миянвали, имеющей мощность до 200 м (рис.2). Ее основание образует пачка Катхвай (1,5-6,5 м), которая сложена доломитами и известняками с прослоями глинистых сланцев и песчаников (Kummel, Teichert, 1966, 1970; Pakistani-Japanese Resourch Group, 1985). В нижней части этой пачки встречаются пермские брахиоподы, фораминиферы и мшанки. В средней и верхней частях изредка попадаются аммоноидеи *Shalshalia himalayana* (Griesbach) и *Ophiceras connectens* Schindewolf (Kummel, 1970), характеризующие местную зону *connectens* (Guex, 1978).

Следующая пачка Миттивали включает нижний цератитовый известняк, цератитовые мергели, цератитовый песчаник и верхний цератитовый известняк (Waagen, 1895). Ее типовая местность находится около Чидру, где мощность пачки достигает 88 м. Ее максимальная мощность 163 м отмечена в хребте Сургхар.

Нижний цератитовый известняк представляет собой ракушечник (2-8 м) с обломками аммоноидей, двустворок и гастропод. Из его низов происходят *Shalshalia* и *Lytophiceras* (Guex, 1978). Из остальной части описаны *Pseudosageceras*, *Gyronites*, *Gyrolecanites*, *Radioceras*, *Ambites*, *Prionolobus*,

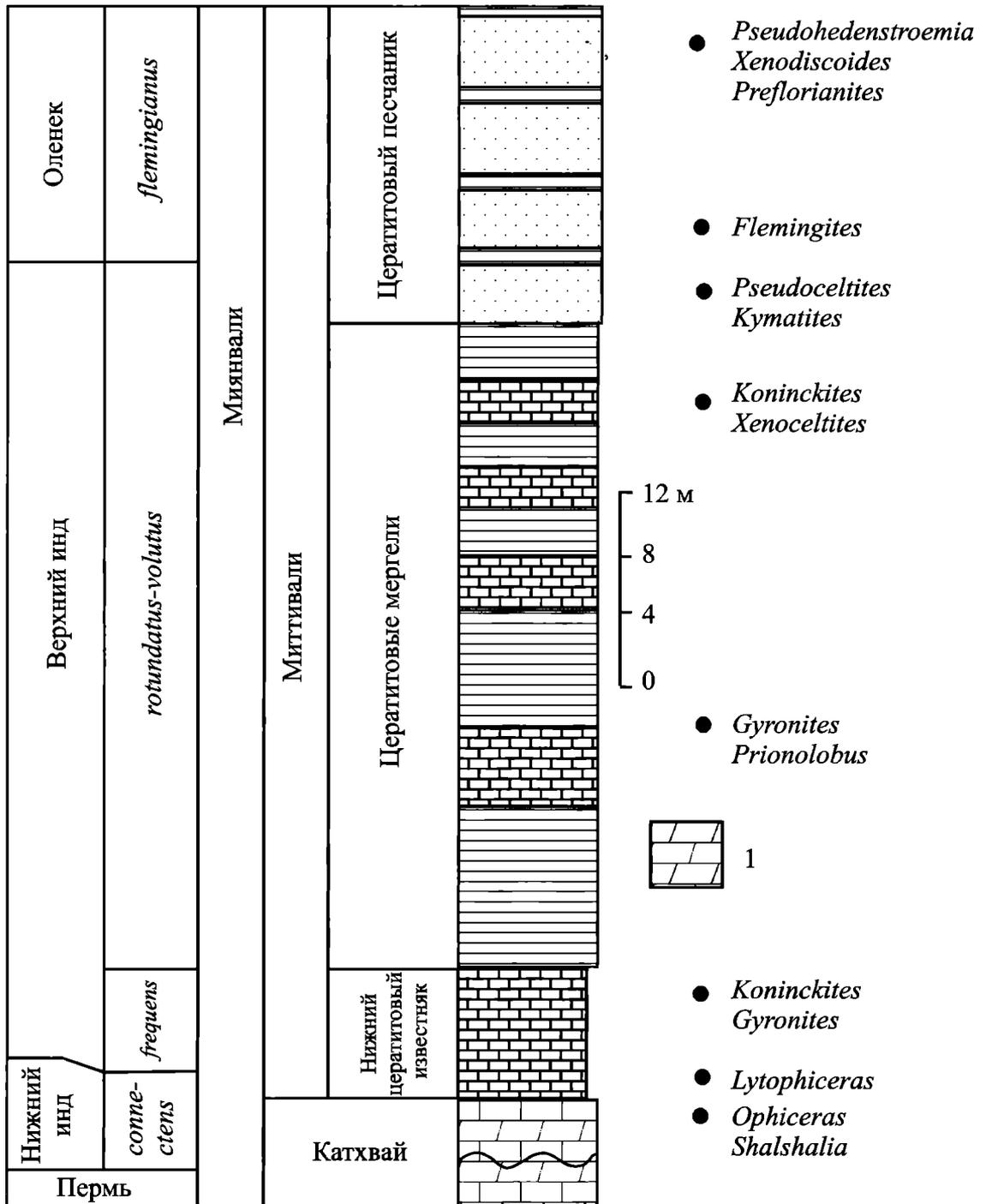


Рис. 2. Стратотипический разрез верхнего инда в ущелье Наммал, Соляной края (по данным Waagen, 1895; Kummel, Teichert, 1970; Guex, 1978). Обозначения: 1 - доломиты; остальные обозначения как на рис. 1.

Gyrophiceras, *Koninckites*, *Wanguikangia*, *Bernhardites*, *Hediscus*, *Proptychites*, *Ovaliconcha* (Waagen, 1895; Waterhouse, 1994). Этот богатый комплекс определяет зону *Gyronites frequens*.

Цератитовые мергели - это аргиллиты (до 40 м) с линзовидными прослоями глинистых известняков, в которых собраны много-

численные аммоноидеи: *Gyronites*, *Kingites*, *Prionolobus*, *Koninckites*, *Kymatites*, *Proptychites*, *Paranorites*, *Collignonites*, *Prejuvenites*, *Xenodiscoides*, *Ambites*, *Xenoceltites*, *Paraspindites*, *Clypites*, *Radioceras*, *Ussuriceras*, *Shevyrevoceras*, *Waagenoproptychites*, *Eoptychitoides*. Вааген разделил цератитовые мергели на зоны *Proptychites lawrencianus* и *P. trilobatus* (Waa-

gen, 1895; Mojsisovics *et al.*, 1895), а Нётлинг - на зоны *Prionolobus rotundatus*, «*Celtites*» *fallax* и *Koninckites volutus* (Noetling, 1905).

Цератитовые мергели сменяются цератитовым песчаником. Это слоистые или массивные песчаники (15-30 м), примечательные крупными (до 65 см) раковинами флемингитов и беллерофонтидами рода *Stachella*. Стахелловые слои, занимающие срединное положение в этом песчанике, делят его на две части. Из нижней части известны *Pseudoceltites*, *Kymatites*, *Pleurogyronites*, *Paranorites*, *Gyrophiceras*, *Preflorianites*, *Xenodiscoides*, *Koninckites*, *Khangsaria*, *Radioceras*, из верхней - *Flemingites*, *Clypeoceras*, *Prionites*, *Xenoceltites*, *Pseudoceltites*, *Xenodiscoides*, *Preflorianites*, *Pseudohedenstroemia*, *Paranorites*, *Beoflemingites*, а из стахелловых слоев - *Flemingites*, *Rohillites*, *Pseudoflemingites*, *Clypeoceras*, *Paraspidites*, *Eoptychites*, *Koninckites*, *Fuchsites*, *Waagenopropychites*, *Paranorites*, *Parakymatites*, *Parastephanites*, *Pseudoceltites*, *Kashmirites*, *Anakashmirites*, *Xenodiscoides* (Waagen, 1895; Kummei, Steele, 1962; Waterhouse, 1996 a).

В соответствии с таким делением Ваген различал в цератитовом песчанике три зоны: «*Ceratites*» (= *Pseudoceltites*) *normalis*, *Flemingites radiatus* и *F. flemingianus*. Однако Нётлинг (Noetling, 1905), а вслед за ним и многие другие исследователи признавали для этого подразделения только одну зону *flemingianus*, хотя флемингиты впервые появляются в стахелловых слоях, а руководящий зональный вид - лишь в верхней части цератитового песчаника. В последнее время группа пакистанских и японских геологов предложила разделить цератитовый песчаник на две зоны: *Paranorites* sp. внизу и *Flemingites* sp. сверху (Ali *et al.*, 1985).

Разрезы Бореальной области

Самые полные и детально изученные бореальные разрезы индского яруса известны на арктических островах Канады и в Сибири.

На территории Канады хронозквивалентами инда являются грисбахский и динерский ярусы (Tozer, 1965, 1967, 1994). Они названы по рекам на островах Аксель-Хейберг и Элсмир. Здесь эти ярусы представлены глинистыми сланцами, алевролитами и песчаниками формации Блайнд-фьорд, которая расчленяется на три пачки:

Конфедерейшен-Пойнт, Смит-Крик и Сварт-фьелд (Embry, 1986). Каждая пачка начинается сланцами и заканчивается алевролитами или песчаниками. В нижней из них различаются зоны *Otoceras concavum*, *O. boreale*, *Ophiceras commune* и *Bukkenites strigatus*, образующие грисбахский ярус. Стратотипы этого яруса и трех его зон (*concavum*, *boreale*, *strigatus*) находятся в бассейне р.Грисбах, на о.Аксель-Хейберг. В качестве стратотипа зоны *commune* рассматриваются верхние офицеровые слои на мысе Стош, в Восточной Гренландии.

Нижняя зона известна только в стратотипической местности, где ее характеризуют *Otoceras gracile* Tozer и *O. concavum* Tozer. В 32,9-36,6 м от основания стратотипического разреза появляется *Otoceras boreale* Spath. На о. Элсмир вместе с этим руководящим видом зоны *boreale* встречены *Hypophiceras gracile* (Spath) и *Vishnuites kummei* Tozer. Зоны *concavum* и *boreale* составляют нижний грисбах.

Опорный разрез следующей зоны *commune* находится на р. Грисбах, где в 53,3 м от основания формации Блайнд-фьорд найден *Ophiceras greenlandicum* Spath, в 54,2 м - *O. commune* Spath, в 55,5 м - *O. sakuntala* Spath, в 57,3 м - *Discophiceras wordiei* (Spath), в 65,2 м - *Wordieoceras wordiei* (Spath). На о.Элсмир этот комплекс зоны *commune* дополняет *Tomprophiceras extremum* (Spath). В стратотипическом разрезе грисбаха в 65,5-150 м выше основания формации Блайнд-фьорд появляются *Bukkenites macilentus* Tozer, *B. nitidus* Tozer, *B. strigatus* (Tozer), *Wordieoceras wordiei* (Spath). Эти аммониты определяют зону *strigatus*, которая вместе с зоной *commune* составляет верхний грисбах.

Северо-западная часть о.Элсмир рассматривается как стратотипическая местность динерского яруса, который охватывает верхи пачки Конфедерейшен-Пойнт и низы пачки Смит-Крик. Основание динера образует зона *Proptychites candidus*, стратотип которой находится на р. Динер. Ее характеризуют *Proptychites*, *Meekophiceras*, *Dunedinites*, *Pleurogyronites*, *Ambites*, *Pleu-rambites*, *Prionolobus*.

Завершает динерский ярус зона *Vavilovites sverdrupi* со стратотипом в обрывах р. Линдстрем. Она делится на три подзоны: *Koninckites dimidiatus*, *Vavilovites obtusus* и

Kingites discoidalis. Нижняя подзона различается в формации Тоуд на северо-востоке Британской Колумбии, где из нее определен только руководящий вид *Koninckites dimidiatus* Tozer. Стратотип подзоны *obtusus* расположен на р. Динер, где она перекрывает зону *candidus*. Из нее определены *Vavilovites sverdrupi* (Tozer), *V. obtusus* Tozer, *Wyomingites scapulatus* Tozer. Возможно, с этого же уровня происходят *Xenodiscoides calnani* Tozer, *Prionolobus konicki* Tozer, *Flemingites reticulatus* Tozer, *Tellerites* sp., найденные на северо-востоке Британской Колумбии. Стратотип подзоны *discoidalis* находится на севере о.Аксель-Хейберг, где она перекрывает подзону *obtusus*. В этой подзоне найдены *Kingites discoidalis* Tozer, *Heibergites heibergensis* (Tozer), *Pseudosageceras multilobatum* Noetling.

В 70-90-е годы была разработана детальная схема зонального расчленения нижнего триаса Сибири (Дагис и др., 1979; Дагис, Ермакова, 1988, 1990, 1993; Dagys, 1994; Dagys, Ermakova, 1996; Дагис, 1997).

Зональная схема индского яруса описывается на разрезы Восточного Верхоянья (бассейны рек Восточная Хандыга и Томпо). Нижний инд охватывает пять аммонитовых зон: *Otoceras concavum*, *O. boreale*, *Tomphiceras pascoei*, *T. morphaeos*, *Wordieoceras decipiens*.

В зоне *concavum* (аргиллиты с известково-глинистыми конкрециями, 12 м), гипостратотип которой находится на р.Сеторым (верховья Восточной Хандыги), известен только ее руководящий вид *O. concavum* Tozer. Комплекс следующей зоны *boreale* (аргиллиты с горизонтами песчаников, 39,3 м), выделенной в том же разрезе, включает *Otoceras boreale* Spath, *Aldanoceras tenue* Dagys et Ermakova и, возможно, *Episageceras antiquum* (Popow). Зону *pascoei* (аргиллиты с прослоями известково-глинистых конкреций, 2,5 м), стратотип которой расположен на р. Лекеер (верховья Томпо), характеризуют *Tomphiceras pascoei* (Spath) и *Hypophiceras gracile* (Spath). Из зоны *morphaeos* (аргиллиты с известково-глинистыми конкрециями и прослоями, 90,5 м), установленной в том же разрезе, происходят *Tomphiceras morphaeos* (Popow), *T. gerbaense* (Popow), *Aldanoceras tenue* Dagys et Ermakova, *Ophiceras transitorium* Spath, *Wordieoceras decipiens* (Spath), *Metophiceras*

aff. subdemissum Spath. Из зоны *decipiens* (аргиллиты с редкими известково-глинистыми конкрециями, 25 м) в том же разрезе на р.Лекеер определены *Wordieoceras decipiens* (Spath) и *W. tompoense* Dagys et Ermakova.

Верхний инд включает три зоны: *Vavilovites sverdrupi*, *V. turgidus* (с подзонами *V. subtriangularis* и *V. umbonatus*) и *Kingites korostelevi*, наиболее полно выраженные на р. Делинья (бассейн Томпо).

Из зоны *sverdrupi* (аргиллиты и алевролиты с известково-глинистыми конкрециями, 48-53 м) известен только ее руководящий вид *V. sverdrupi* (Tozer). Зону *turgidus* характеризуют различные виды вавиловитов. Из подзоны *subtriangularis* (алевролиты с известково-глинистыми конкрециями, 68 м) известен ее руководящий вид *V. subtriangularis* Vavilov. Здесь же появляются первые *V. turgidus* (Popow). В подзоне *umbonatus* (алевролиты с известковыми конкрециями, 52 м), кроме руководящего вида *V. umbonatus* Vavilov, найдены *Vavilovites compressus* (Vavilov) и *V. turgidus* (Popow). Для зоны *korostelevi* (алевролиты с редкими известково-глинистыми конкрециями, 20 м), помимо руководящего вида *Kingites korostelevi* (Zakharov), характерны *Sakhaitoides verchojanicus* (Popow), *S. allarensis* (Dagys et Ermakova) и *Episageceras antiquum* (Popow).

Корреляция разрезов

Индский ярус делится на два подъяруса. Нижний из них охватывает отоцеровые и офицеровые слои. Как показали новейшие исследования, отоцеровые слои, с которых начинается триасовая система, наиболее полно выражены не в Тетической области, где они были впервые открыты, а в боральных разрезах. Здесь эти слои включают несколько коррелируемых уровней. Самый нижний из них представляет зона *concavum*, достоверно известная лишь на канадском о. Аксель-Хейберг и в Восточном Верхоянье (табл. 2). Следующая канадская зона *boreale* может быть сопоставлена с сибирскими зонами *boreale* и *pascoei*. Их объединяют *Otoceras boreale* и *Hypophiceras gracile*.

В Тетической области, по-видимому, нет аналогов зоны *concavum*. Здесь отоцеровые слои представлены в большинстве разрезов зоной *woodwardi*. Ее зональный вид очень близок по своей морфологии к *O. bo-*

reale, что дало основание Каммелу (Kummel, 1972) рассматривать их как подвиды одного вида *O. woodwardi*. Полным эквивалентом канадской зоны *boreale* в Тетической области можно считать только китайские зоны *latilobatum* и *woodwardi*, охарактеризованные их руководящими видами (см. табл. 2). На остальной территории этой области зона *woodwardi* содержит смешанный комплекс видов *Otoceras* и *Ophiceras*. В Борельной области ей могут соответствовать верхи зоны *boreale* и низы офицеровых слоев (базальные части зоны *commune* в Канаде и зоны *morphaeos* в Сибири).

Офицеровые слои в Центральных Гималаях представлены зоной *tibeticum*, в которой уже нет отоцератид. Она коррелируется с зонами *tibeticum* и *Ophiceras* ср. Кашмира, с большей частью одноименной зоны Непала (включая подзону *ptychodes*) и Китая, а также зоны *connectens* Соляного кряжа. В Канаде зоне *tibeticum* отвечает верхний грисбах (кроме его низов). В свою очередь канадские зоны *commune* и *strigatus* легко увязываются с зонами *morphaeos* и *decipiens* Сибири. Их объединяет появление на этом уровне родов *Ophiceras* и *Wordieoceras*.

Верхний инд начинается с появления микроцератид - первых триасовых цератитов с уплощенной вентральной стороной. В своей стратотипической местности, которой считается Соляной кряж, он включает нижний цератитовый известняк (зона *frequens*), цератитовые мергели (зоны *rotundatus*, *fallax*, *volutus*) и низы цератитового песчаника (до уровня с первыми флемингитами).

Полным эквивалентом верхнего инда являются «микроцеровые» слои (зона *markhami*) Центральных Гималаев, зоны *Paranorites-Vishnuites* и *Prionites*-«*Koninckites*» (= *Radioceras*) Кашмира, зоны *psilogyrus* и *kwangsiensis* Китая. В Непале первые микроцератиды (*Gyronites*, *Ambites*, *Zhaojinkeoceras*, *Kymatites*) описаны из верхов зоны *tibeticum* (Waterhouse, 1994). Следовательно, нижняя граница верхнего инда проходит внутри этой зоны, а непальская зона *frequens* отвечает только верхней части одноименной стандартной зоны. Верхняя граница инда в Непале совпадает с кровлей зоны *jomsomensis* (см. табл. 2).

В Канаде аналогом верхнего инда является динерский ярус. Его нижняя граница совпадает с основанием зоны *candidus*, в ко-

торой появляются первые микроцератиды (*Meekophiceras*, *Pleurogyronites*, *Ambites*, *Prionolobus*). Выше располагается зона *sverdrupi*, включающая подзоны *dimidiatus*, *obtusus* и *discoidalis*. Она завершает динерский ярус.

В Сибири верхний инд охватывает зоны *sverdrupi*, *turgidus* и *korostelevi*. Из них первые две зоны легко сопоставляются с канадской зоной *obtusus*. Их объединяют вавиловиты, распространение которых ограничено только этим уровнем. Сибирская зона *korostelevi* увязывается с канадской зоной *discoidalis*. Обе они располагаются выше слоев с вавиловитами и ниже зоны *hedenstroemi*. Очевидно из этого сопоставления, что в сибирских разрезах нет аналогов зоны *candidus* и подзоны *dimidiatus* Канады.

Верхняя граница инда проходит в основании оленекского яруса, стратотип которого расположен в низовьях р. Оленек. Здесь она совпадает с подошвой зоны *hedenstroemi* (см. табл. 2). Эта зона известна также в разрезах Верхоянья, Восточного Таймыра, бассейна Колымы и о. Котельный, а также на арктических островах Канады. Ее палеонтологическая характеристика очень бедна. Повсюду в ней присутствует только ее руководящий вид, иногда в ассоциации с *Hedenstroemia tscherskii* (Popow).

За пределами Борельной области, может быть, кроме запада США, геденстремии практически не известны. Поэтому проследить нижнюю границу оленека в тетических разрезах довольно сложно. Помочь в этом может анализ аммонитовых комплексов из слоев, залегающих по обе стороны от зоны *hedenstroemi*.

В Сибири ниже рассматриваемой зоны известны *Sakhaitoides*, *Kingites*, *Episageceras* и различные виды вавиловитов (зоны *korostelevi*, *turgidus*, *sverdrupi*), а выше - *Lepiskites*, *Kelteroceras*, *Melagathiceras*, *Clypeoceratoides*, *Meekoceras*, *Arctoceras*, *Euflemingites*, *Juvenites*, *Sakhaites*, *Anakashmirites*, *Hedenstroemia* (зона *kolymensis*).

В Канаде из слоев, подстилающих зону *hedenstroemi*, определены *Kingites*, *Heibergites*, *Wyomingites*, *Koninckites*, *Vavilovites* (зона *sverdrupi*). Возможно, с этого же уровня происходят *Xenodiscoides*, *Prionolobus*, *Flemingites* и *Tellerites*. Выше зоны *hedenstroemi* найдены *Kashmirites*, *Melagathiceras*, *Juvenites*, *Thermalites*, *Gyronites*, *Prionolobus*, *Meekoceras*, *Euflemingites*, *Arctoceras*, *Paranannites* и др. (зона *romunduri*).

На западе США оленекский ярус начинается с зоны *gracilitatis*, из которой происходят *Meekoceras*, *Flemingites*, *Euflemingites*, *Arctoceras*, *Juvenites*, *Thermalites*, *Kashmirites*, *Xenoceltites*, *Owenites*, *Inyoites*, *Parussuria*, *Pseudohedenstroemia*, *Anahedenstroemia*, возможно, *Hedenstroemia*, *Lanceolites*, *Aspenites* и др. Такой состав зоны *gracilitatis* позволяет увязывать ее с канадскими зонами *hedenstroemi* и *romunduri*, сибирскими зонами *hedenstroemi* и *kolymensis*.

В Соляном кряже рассматриваемая нижняя граница оленека проходит, по-видимому, внутри цератитового песчаника. Из нижней части этого подразделения описаны *Pseudoceltites*, *Kymatites*, *Pleurogyronites*, *Paranorites*, *Gyrophiceras*, *Preflorianites*, *Xenodiscoides*, *Koninckites*, *Khangsaria*, *Radioceras*, а из средней и верхней - *Flemingites*, *Rohillites*, *Clypeoceras*, *Pseudoflemingites*, *Paraspidites*, *Prionites*, *Xenoceltites*, *Pseudoceltites*, *Kashmirites*, *Anakashmirites*, *Xenodiscoides*, *Preflorianites*, *Anahedenstroemia*, *Pseudohedenstroemia*, *Paranorites*, *Beoflemingites*, *Eoptychites*, *Fuchsites*, *Koninckites*, *Waagenoptychites* и др. Присутствие в этом комплексе *Flemingites*, *Anahedenstroemia* и *Pseudohedenstroemia* позволяет коррелировать среднюю и верхнюю части цератитового песчаника, представляющие зону *flemingianus*, с зоной *gracilitatis* США, а через нее с зонами *hedenstroemi* и *romunduri* Канады, *hedenstroemi* и *kolymensis* Сибири (см. табл.2).

В Китае этому же стратиграфическому уровню отвечают зоны *lingyunensis* (с родами *Prionolobus*, *Paranorites*, *Koninckites*, *Mesohedenstroemia*, *Flemingites*, *Xenodiscoides*, *Kashmirites*, *Lingyunites*, *Hubeitoceras*) и *costatus* (с *Owenites*, *Flemingites*, *Pseudoceltites*, *Paranorites*, *Xenodiscoides*, *Preflorianites*, *Anaflemingites*, *Subvishnuites*, *Anakashmirites*, *Hemiprionites*).

В Непале нижняя граница оленека трассируется между зонами *jomsomensis* и

chuluense. Для зоны *jomsomensis* характерны такие индские роды, как *Gyrophiceras*, *Gyronites*, *Pleurogyronites*, *Gyrolecanites*, *Lilangia*, *Radioceras*, *Khangsaria*, *Proptychites*, *Clypites*. В зоне *chuluense* появляется род *Arctoceras*, типичный для низов оленекского яруса.

В Кашмире нижняя граница оленека совпадает с основанием зоны *Owenites-Kashmirites*. В Центральных Гималаях она проходит в подошве зоны *rohilla*, очень близкой по комплексу аммонитов к зоне *flemingianus* Соляного кряжа и, очевидно, одинаковой с ней по возрасту.

Выводы

1. Основание индского яруса образуют отоцеровые слои. Наиболее полно они выражены в Бореальной области, где включают две аммонитовых зоны: *concautum* и *boreale*. Их перекрывают офицеровые слои. В Тетической области отоцеровые слои представлены зоной *woodwardi*. В большинстве случаев она отвечает только верхней части зоны *boreale* и низам офицеровых слоев бореальных разрезов. Таким образом, нижняя граница триаса в разных биогеографических областях имеет гетерохронный характер.

2. Верхний инд начинается в своей стратотипической местности с появления микоцератид - первых триасовых цератитов с плоской вентральной стороной. Этот рубеж четко просматривается как в тетических, так и в бореальных разрезах.

3. Верхняя граница инда упирается в основание оленекского яруса. Она хорошо трассируется в Бореальной области, где совпадает с подошвой зоны *hedenstroemi*, но с определенными трудностями просматривается в тетических разрезах, где проходит примерно в основании зоны *flemingianus* и ее аналогов.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (проект N 96-05-64984).

ЛИТЕРАТУРА

Дагис А.С. Зональная схема бореального нижнего триаса и граница индского и оленекского ярусов // Тихоокеанская геология. 1997. Т.16. № 4. С.36-40.
Дагис А.С., Архипов Ю.В., Бычков Ю.М. Стратиграфия триасовой системы Северо-Востока Азии. М.: Наука, 1979. 213 с.

Дагис А.С., Ермакова С.П. Бореальные позднеоленекские аммоноидеи. М.: Наука, 1988. 136 с.
Дагис А.С., Ермакова С.П. Раннеоленекские аммоноидеи Сибири. М.: Наука, 1990. 112 с.
Дагис А.С., Ермакова С.П. Схема детальной биостратиграфии бореального нижнего триаса // Стратиграфия. Геол.корреляция. 1993. Т. 1. № 2. С.26-36.

- Жамойда А.И., Романовская Г.М., Ростовцев К.О. Общая стратиграфическая шкала триасовой системы // Постановления Межвед. стратигр. ком-та и его постоянных комиссий. Л.: ВСЕГЕИ, 1982. Вып.20. С.35-37.
- Кипарисова Л.Д., Попов Ю.Н. Расчленение нижнего отдела триасовой системы на ярусы // Докл. АН СССР. 1956. Т.109. № 4. С.842-845.
- Кипарисова Л.Д., Попов Ю.Н. О разделении нижнего отдела триасовой системы на два яруса // Бюл. Межвед. стратигр. ком-та. Л.: ВСЕГЕИ, 1961. № 3. С.24-37.
- Кипарисова Л.Д., Попов Ю.Н. Проект расчленения нижнего отдела триаса на ярусы // Стратиграфия верхнего палеозоя и мезозоя южных биогеографических провинций. М.: Недра, 1964. С.91-99 (Докл. советск. геологов на 22 сесс. Международн. геол. конгр. Проблема 16а).
- Шевырев А.А. Аммоноидеи и хроностратиграфия триаса. М.: Наука, 1990. 179 с.
- Шевырев А.А. Нижняя граница триаса и ее корреляция в морских отложениях. Статья 1. Пограничные разрезы Тетиса // Стратиграфия. Геол. корреляция. 1999а. Т. 7. № 2. С.14-27.
- Шевырев А.А. Нижняя граница триаса и ее корреляция в морских отложениях. Статья 2. Бореальные разрезы базального триаса и их сопоставление с пограничными разрезами Тетиса // Стратиграфия. Геол. корреляция. 1999б. Т.7.
- Шевырев А.А., Лозовский В.Р. Граница перми и триаса в морских сериях // Граница перми и триаса в континентальных сериях Восточной Европы. М: ГЕОС, 1998. С. 184-209.
- Ali S.T., Shuja T.A., Qureshi K.A. *et al.* Permian and Triassic systems in the Salt Range and Surghar Range, Pakistan // The Tethys: Her paleogeography and paleobiogeography from Paleozoic to Mesozoic. Tokyo: Tokai Univ. Press, 1985. P.221-312.
- Bando Y. On the Otoceratidae and Ophiceratidae / / Sci. Repts Tohoku Univ. Ser.2. 1973. Spec. V. № 6. P.337-351.
- Bando Y. Lower Triassic ammonoids from Guryul Ravine and the Spur three kilometres north of Burus // Palaeontol. indica. New ser. 1981. V.46. P.135-177.
- Bhatt D.K., Arora B.K. *Otoceras* bed of Himalaya and Permian-Triassic boundary: Assessment and elucidation with conodont data // J. Geol. Soc. India. 1984. V. 25. № 11. P.720-727.
- Bhatt D.K., Joshi V.K. A note on the occurrence of *Glyptophiceras* Spath from Spiti, with preliminary observations on the fauna of *Otoceras-Ophiceras* beds // Rec. Geol. Surv. India. 1981. V.112. Pt 8. P.51-54.
- Chao K. Lower Triassic ammonoids from western Kwangsi, China // Palaeontol. sin. New ser. B. 1959. № 9. P.155-355.
- Dagys A.S. Lower Triassic stage, substage and zonal scheme of north-eastern Asia // Mém. géol. Lausanne. 1994. № 22. P.15-23.
- Dagys A.S., Ermakova S. Induan (Triassic) ammonoids from north-eastern Asia // Rev. Paléobiol. 1996. V.15. № 2. P.401-447.
- Diener C. The Cephalopoda of the Lower Trias // Palaeontol. indica. Ser.15. 1897. V.2. Pt 1.P.1-181.
- Diener C. The Trias of the Himalays // Mem. Geol. Surv. India. 1912. V.56. Pt 3. P.1-159.
- Embry A.F. Stratigraphic subdivision of the Blind Fiord and Bjorne Formations (Lower Triassic), Sverdrup Basin, Arctic islands // Pap. Geol. Surv. Canada. 1986. № 86-1B/1. P.329-340.
- Griesbach C.L. Palaeontological notes on the Lower Trias of the Himalayas // Rec. Geol. Surv. India. 1880. V.13. Pt 2. P.83-113.
- Guex J. Le Trias inférieur des Salt Ranges (Pakistan): Problèmes biochronologiques // Ecl. geol. Helv. 1978. V.71. № 1. P.105-141.
- Jin Yu., Shen Sh., Zhu Z. *et al.* The Selong section, candidate of the global stratotype section and point of the Permian-Triassic boundary // Palaeozoic-Mesozoic boundary: Candidates of the global stratotype section and point of the Permian-Triassic boundary. Wuhan: China Univ. Geosci. Press, 1996. P. 127-137.
- Kapoor H.M. Permo-Triassic boundary of the Indian subcontinent and its intercontinental correlation // Permo-Triassic events in the eastern Tethys: Stratigraphy, classification and relation with the western Tethys. N.Y.: Cambridge Univ. Press, 1992. P.21-36.
- Kapoor H.M. The Guryul Ravine section, candidate of the global stratotype section and point of the Permo-Triassic boundary // Palaeozoic-Mesozoic boundary: Candidates of the global stratotype section and point of the Permian-Triassic boundary. Wuhan: China Univ. Geosci. Press, 1996. P.99-110.
- Kozur H. The Permian-Triassic boundary in marine and continental sediments // Zbl. Geol. Paläontol. 1989. № 11-12. S.1245-1277.
- Kozur H. The Permian-Triassic boundary and possible causes of the faunal change near the P-T boundary // Permophiles. 1994. V.24. P.51-54.
- Kozur, H., Ramovs A., Wang Ch., Zakharov Y.D. The importance of *Hindeodus parvus* (Conodonta) for the definition of the Permian-Triassic boundary and evaluation of the proposed sections for a global stratotype section and point (GSSP) for the base of the Triassic // Geologija. 1996. V.37-38. S.173-213.
- Krafft A., Diener C. Lower Triassic Cephalopoda from Spiti, Malla Johar, and Byans // Palaeontol. indica. Ser.15. 1909. V.6. N 1. P.1-186.
- Kummel B. Ammonoids from the Kathwai Member, Mianwali Formation, Salt Range, west Pakistan // Stratigraphic boundary problems: Permian and Triassic of west Pakistan. Lawrence: Univ. Kansas Press, 1970. P.177-192.
- Kummel B. The Lower Triassic (Scythian) ammonoid *Otoceras* // Bull. Mus. Compar. Zool. Harvard Univ. 1972. V.143. № 6. P.365-418.
- Kummel B., Steele G. Ammonites from the *Meekoceras gracilitatus* zone at Crittenden Spring, Elko County, Nevada // J. Paleontol. 1962. V.36. № 4. P.638-703.
- Kummel B., Teichert C. Relations between the Permian and Triassic formations in the Salt Range and Trans-Indus ranges, west Pakistan // Neues Jahrb. Geol. Paläontol. Abh. 1966. Bd. 125. S.297-333.

- Kummel B., Teichert C. Stratigraphy and paleontology of the Permian-Triassic boundary beds, Salt Range and Trans-Indus ranges, west Pakistan // Stratigraphic boundary problems: Permian and Triassic of west Pakistan. Lawrence: Kansas Univ. Press, 1970. P.1-110.
- Mojsisovics E., Waagen W., Diener G. Entwurf einer Gliederung der pelagischen Sedimente des Trias-Systems // Sitzungsber. Akad. Wiss. Wien. Math.-naturwiss. Kl. 1895. Bd.104. Abt.1. S.1-32.
- Nakazawa K. Analysis of Late Permian and Early Triassic faunas of Kashmir // Mem. Geol. Surv. India. 1981. V.46. P.191-204.
- Nakazawa K. Stratigraphy of the Permian-Triassic transition and the Paleozoic-Mesozoic boundary // Bull. Geol. Surv. Japan. 1993. V.44. № 7. P.425-445.
- Nakazawa K., Kapoor H.M. The Upper Permian and Lower Triassic faunas of Kashmir // Palaeontol. indica. New ser. 1981. V.46. P.1-204.
- Nakazawa K., Kapoor H.M., Ishii K. *et al.* The Upper Permian and the Lower Triassic in Kashmir, India // Mem. Fac. Sci. Kyoto Univ. Ser. Geol. and Mineral. 1975. V.42. № 1. P.1-106.
- Noetling F. Die *Otoceras* beds in Indien // Centralbl. Miner. Geol. Paläontol. 1900. S.216-217.
- Noetling F. Über das Alter der *Otoceras*-Schichten von Rimkin Paiar (Painkhanda) im Himalaya // Neues Jahrb. Miner. Geol. Paläontol. 1904. Bd.18. S.528-555.
- Noetling F. Die asiatische Trias // Lethaea geognostica. T.2. Das Mesozoicum. Bd.1. Trias. Lief.2. Stuttgart: Schweizerbart, 1905. S.107-221.
- Pakistani-Japanese research group. Permian and Triassic systems in the Salt Range and Surghar Range, Pakistan // The Tethys: her paleogeography and paleobiogeography from Paleozoic to Mesozoic. Tokyo: Tokai Univ. Press, 1985. P.221-312.
- Spath L.F. The Eotriassic invertebrate fauna of east Greenland // Medd. Gronland. 1930. Bd. 83. № 1. S. 1-90.
- Spath L.F. Catalogue of the fossil Cephalopoda in the British Museum (Natural History). Pt.4. The Ammonoidea of the Trias. L.: Oxford Univ. Press, 1934. 521 p.
- Tozer E.T. Lower Triassic stages and ammonoid zones of Arctic Canada // Pap. Geol. Surv. Canada. 1965. № 65-12. P.1-14.
- Tozer E.T. A standard for Triassic time // Bull. Geol. Surv. Canada. 1967. № 156. P.1-103.
- Tozer E.T. Canadian Triassic ammonoid faunas // Bull. Geol. Surv. Canada. 1994. № 467. P.1-663.
- Visscher H. The new STS Triassic stage nomenclature // Albertiana. 1992. № 10. P.1.
- Waagen W. Salt Range fossils. 2. Fossils from the Ceratite Formation // Palaeontol. indica. Ser. 13. 1895. V.2. P.1-323.
- Wang Y. Earliest Triassic ammonoid faunas from Jiangsu and Zhejiang and their bearing on the definition of the Permo-Triassic boundary // Acta palaeontol. sinica. 1984. V.23. № 3. P.257-269.
- Wang Y., Chen Ch., Rui L. A potential global stratotype of Permian-Triassic boundary // Permophiles. 1988. № 13. P.3-7.
- Wang Y., He G. Triassic ammonoids from the Mount Jolmo Lungma region // Palaeontol. sinica. 1976. № 12. P.223-545.
- Wang Y., He G. Triassic ammonoid sequence of China // Riv. ital. paleontol. e stratigr. 1980. V.85. № 3-4. P. 1207-1220.
- Waterhouse J.B. The Early and Middle Triassic ammonoid succession of the Himalayas in western and central Nepal. Pt. 1. Stratigraphy, classification and Early Scythian ammonoid systematics // Palaeontographica. Abt.A. 1994. Bd.232. Lfg.1-3. S.1-83.
- Waterhouse J.B. The Early and Middle Triassic ammonoid succession of the Himalayas in western and central Nepal. Pt.2. Systematic studies of the early Middle Scythian // Palaeontographica. Abt.A. 1996a. Bd.241. Lfg.1-3. S.27-100.
- Waterhouse J.B. The Early and Middle Triassic ammonoid succession of the Himalayas in the western and central Nepal. Pt.3. Late Middle Scythian ammonoids // Palaeontographica. Abt.A. 1996b. Bd.241. Lfg.4-6. S. 101-167.
- Yin H.F. On the transitional bed and the Permian-Triassic boundary in South China // Newsletter stratigr. 1985. V.15. № 1. P.13-27.
- Yin H. A proposal for the global stratotype section and point (GSSP) of the Permian-Triassic boundary (Chinese working group on the Permian-Triassic boundary) // Albertiana. 1993. № 11. P.4-30.
- Yin H., Wu Sh., Ding M. *et al.* The Meishan section, candidate of the global stratotype section and point of Permian-Triassic boundary // Palaeozoic-Mesozoic boundary: Candidates of the global stratotype section and point of the Permian-Triassic boundary. Wuhan: China Univ. Geosci. Press, 1996a. P. 31-48.
- Yin H., Zhang K. Wu Sh., Peng Yu. Global correlation and definition of the Permian-Triassic boundary // Palaeozoic-Mesozoic boundary: Candidates of the global stratotype section and point of the Permian-Triassic boundary. Wuhan: China Univ. Geosci. Press, 1996b. P.3-28.

СОДЕРЖАНИЕ

ПРЕДИСЛОВИЕ. А.А.Шевырев	7
ПАМЯТИ ВАСИЛИЯ ЕРМОЛАЕВИЧА РУЖЕНЦЕВА (1899-1978). А.А.Шевырев	9
КОНЦЕПЦИЯ ОСНОВНОГО ЗВЕНА В.Е.РУЖЕНЦЕВА И ЕЕ РАЗВИТИЕ. А.В.Попов	14
ВРЕМЯ, ХРОНОСТРАТИГРАФИЯ И ПОНЯТИЕ ТИПА В РАБОТАХ О.ШИНДЕВОЛЬФА И В.Е.РУЖЕНЦЕВА. С.С.Лазарев	23
ЭПИЗОИ НА ПОВЕРХНОСТИ НАРУЖНОРАКОВИННЫХ ЦЕФАЛОПОД. Р.А.Дэвис, Р.Х.Мейпс, С.М.Клофак	32
ПОЧЕМУ У АММОНОИДЕЙ СЛОЖНЫЕ ПЕРЕГОРОДКИ И ЛОПАСТНЫЕ ЛИНИИ? И.С. Барсков	53
СЕПТАЛЬНОЕ ПРОЕКТИРОВАНИЕ - МЕТОД ИЗОБРАЖЕНИЯ ПЕРЕГОРОДОК У РАННИХ АММОНОИДЕЙ. Д.Корн	62
ЧЕЛЮСТНОЙ АППАРАТ ПОЗДНЕКАМЕННОУГОЛЬНЫХ АММОНОИДЕЙ ЮЖНОГО УРАЛА. Л.А.Догужаева	68
КЛАССИФИКАЦИЯ И РАСПРОСТРАНЕНИЕ ПОЗДНЕПАЛЕОЗОЙСКИХ АММОНОИДЕЙ. М.Ф.Богословская, Л.Ф.Кузина, Т.Б.Леонова	89
ДИЛЕММА <i>CRAVENOCERAS-GLAPHYRITES</i> : ЛОПАСТНЫЕ ЛИНИИ ПРОТИВ ФОРМЫ РАКОВИНЫ У РАННЕКАМЕННОУГОЛЬНЫХ АММОНОИДЕЙ. У.Б.Сондерс, Д.М.Уорк	125
НОВЫЙ ДИАГНОЗ РАННЕКАМЕННОУГОЛЬНОГО (ЧЕСТЕР, МИССИСИПИЙ) ВИДА <i>FAYETTEVILLEA PLANORBIS</i> GORDON, 1960, ОСНОВАННЫЙ НА ВЗРОСЛЫХ ЭКЗЕМПЛЯРАХ ИЗ ЕГО ТИПОВОЙ ОБЛАСТИ. Л.К.Микс, У.Л.Мэнгер	139
АММОНОИДНАЯ БИОСТРАТИГРАФИЯ ВЕРХНЕМИССИСИПСКИХ СЛАНЦЕВ БАРНЕТТ В ТЕХАСЕ, США. А.Л.Титус	155
СМЕНА АММОНОИДЕЙ НА СРЕДНЕКАМЕННОУГОЛЬНОЙ ГРАНИЦЕ И БИОСТРАТИГРАФИЯ НИЗОВ СРЕДНЕГО КАРБОНА. Ю.Кульман, С.В.Николаева	169
МНОГОКРАТНЫЕ ЭПИЗОДЫ ВЫМИРАНИЯ И ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ ПЕРМСКИХ АММОНОИДЕЙ. З.Чжоу, Б.Ф.Гленистер, У.М.Ферниш, К.Спиноза	195
КАМЕРНЫЕ ОТЛОЖЕНИЯ ПСЕВДОРТОЦЕРИД И АКТИНОЦЕРИД ПОД СКАНИРУЮЩИМ ЭЛЕКТРОННЫМ МИКРОСКОПОМ. Ф.А.Журавлева, Л.А.Догужаева	213
СИФОН « <i>LOXOCERAS</i> » (<i>PSEUDACTINOCERATIDAE</i>) ИЗ НИЖНЕГО КАРБОНА ЦЕНТРАЛЬНОЙ РОССИИ: МИКРОСТРУКТУРА, ТАКСОНОМИЧЕСКОЕ ЗНАЧЕНИЕ И ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ ИНТЕРПРЕТАЦИЯ. Л.А.Догужаева, А.А.Школин	271
АММОНИТОВЫЕ ЗОНЫ ИНДСКОГО ЯРУСА (НИЖНИЙ ТРИАС) И ИХ КОРРЕЛЯЦИЯ. А.А.Шевырев	289

CONTENTS

PREFACE. A.A.Shevyrev	7
MEMORIAL TO VASILY ERMOLAEVICH RUZHENCEV (1899-1978). A.A.Shevyrev	9
CONCEPT OF THE MAIN PHYLOGENETIC LINK PROPOSED BY V.E.RUZHENCEV AND ITS FUTHER DEVELOPMENT. A.V.Popov	14
TIME, CHRONOSTRATIGRAPHY AND THE NOTION OF TYPE IN THE O.SCHINDEWOLF'S AND V.RUZHENCEV'S WORKS. S.S.Lazarev	23
EPIZOA ON EXTERNALLY SHELLED CEPHALOPODS. R.A.Davis, R.H.Mapes and S.M.Klofak	32
WHY AMMONOIDS HAVE COMPLEX SEPTA AND SUTURES? I.S.Barskov	53
SEPTAL PROJECTIONS - A METHOD FOR THE ILLUSTRATION OF SEPTA IN EARLY AMMONOIDS. D.Korn	62
BEAKS OF THE LATE CARBONIFEROUS AMMONOIDS FROM THE SOUTHERN URALS. L.A.Doguzhaeva	68
CLASSIFICATION AND DISTRIBUTION OF LATE PALEOZOIC AMMONOIDS. M.F.Bogoslovskaya, L.F.Kuzina and T. B. Leonova	89
THE <i>CRAVENOCERAS-GLAPHYRITES</i> DILEMMA: AMMONOID SUTURES VS. SHELL SHAPE IN THE MID-CARBONIFEROUS. W.B. Saunders and D.M. Work	125
REDIAGNOSIS OF THE MIDDLE CARBONIFEROUS (CHESTERIAN, MISSISSIPPIAN) AMMONOID <i>FAYETTEVILLEA PLANORBIS</i> GORDON, 1960 BASED ON MATURE SPECIMENS FROM ITS TYPE AREA. L.K. Meeks and W.L. Manger	139
AMMONOID BIOSTRATIGRAPHY OF THE BARNETT SHALE (LATE MISSISSIPPIAN), TEXAS, USA. A.L.Titus	155
THE AMMONOID TURNOVER AT THE MID-CARBONIFEROUS BOUNDARY AND THE BIOSTRATIGRAPHY OF THE EARLY UPPER CARBONIFEROUS. J.Kullmann and S.V.Nikolaeva	169
MULTI-EPIODAL EXTINCTION AND ECOLOGICAL DIFFERENTIATION OF PERMIAN AMMONOIDS. Z.Zhou, B.F.Glenister, W.M.Furnish and C.Spinosa	195
CAMERAL DEPOSITS IN PSEUDORTHOCERIDA AND ACTINOCERIDA IN SCANNING ELECTRON MICROSCOPE. F.A.Zhuravleva and L.A.Doguzhaeva	213
SIPHUNCLE OF « <i>LOXOCERAS</i> » (PSEUDACTINOCERATIDAE) FROM THE LOWER CARBONIFEROUS OF CENTRAL RUSSIA: ULTRASTRUCTURE, PHYLOGENETIC IMPLICATION AND FUNCTIONAL MORPHOLOGY. L.A.Doguzhaeva and A.A.Shkolin	271
INDUAN (TRIASSIC) AMMONITE ZONES AND THEIR CORRELATION. A.A.Shevyrev	289

НАУЧНОЕ ИЗДАНИЕ

ИСКОПАЕМЫЕ ЦЕФАЛОПОДЫ: НОВЕЙШИЕ ДОСТИЖЕНИЯ В ИХ ИЗУЧЕНИИ

Ответственные редакторы: А.Ю.Розанов, А.А.Шевырев

Технический редактор А.А.Шевырев

Компьютерная верстка: М.К.Емельянова

Изд.лиц.№ 020966 от 20 февраля 1995 г. Подписано в печать 15.06.1999 г.

Формат 60x90/8. Гарнитура «Ариэль». Бумага мелованная. Печать офсетная. 33 усл.-печ.л. 17 уч.-изд.л. Тираж 350 экз.

Палеонтологический институт РАН, 117868 Москва, Профсоюзная 123.

Отпечатано в типографии «Мак - Центр»

Заказ № 569

Таблица 2. Зональная корреляция разрезов индского яруса.

		Соляной кряж		Канада		Сибирь		
s s	s s	Миянвали	Цератитовый	Смит	Euflemingites romunduri		Оленек	Lepiskites kolymensis
					Hedenstroemia hedenstroemi			Hedenstroemia hedenstroemi
tes sis	tes sis	Миттивали	Цератитовые	Динер	Vavilovites sverdrupi	Kingites discoidalis		Kingites korostelevi
						Vavilovites obtusus		Vavilovites turgidus
						Koninckites dimidiatus		Vavilovites sverdrupi
s ts	s ts	Миянвали	Нижний цератитовый	Динер	Proptychites candidus		Верхний инд	
					Gyronites frequens			
s t	s t	Катхвай		Верхний	Bukkenites strigatus		Верхний инд	Wordieoceras decipiens
					Ophiceras commune			Tompophiceras morphaeos
s di	s di	Грисбах		Нижний	Otoceras boreale		Нижний инд	Tompophiceras pascoei
					Otoceras concavum			Otoceras boreale
s m	s m							Otoceras concavum