

12. Невеская Л. А. К классификации древних замкнутых и полужамкнутых водоемов на основании характера их фауны. — В кн.: Современные пробл. палеонтологии. М., 1971, с. 258—278. 13. Пояркова З. Н. Некоторые особенности расселения переднежаберных гастропод на территории Юж. Киргизии. — В кн.: Палеонтол. критерии объема и ранга стратиграф. подразделений. М., 1966, с. 213—215. 14. Пояркова З. Н. Поздне меловые двустворчатые сев.-вост. части Средн. Азии. Фрунзе, 1976, 277 с. 15. Пояркова З. Н. О пространственной протяженности биостратиграфических подразделений низшего ранга (на примере верхнемеловых отложений сев.-вост. Средн. Азии). — В кн.: Палеобιοгеограф. районирование и биостратиграфия. Новосибирск, 1977, с. 131—148. 16. Пояркова З. Н. К палеоэкологии поздне меловых двустворчатых моллюсков сев.-вост. Средн. Азии. — В кн.: Палеоэкология сообществ морских беспозвоночных. Владивосток, 1979, с. 64—89. 17. Пояркова З. Н., Поярков Б. В. О реках Туркестано-Алайской меловой суши. — В кн.: Геол. сб. Львовского геол. о-ва, 1976, вып. 15, с. 99—106. 18. Пчелинцев В. Ф. Фауна брюхоногих верхнемеловых отложений Закавказья и Средней Азии. М.—Л., 1953, 388 с. 19. Савчинская О. В. Некоторые черты поэтапного развития поздне меловой фауны Донецкого бассейна. — Бюл. МОИП. Отд. геол., 1971, т. 46, вып. 3, с. 91—102. 20. Сарычева Т. Г., Сокольская А. Н. и др. Брахиоподы и палеогеография карбона Кузнецкой котловины. — Тр. ПИН АН СССР, 1963, т. 95, 546 с. 21. Собецкий В. А. Донные сообщества и биогеография поздне меловых платформенных морей юго-запада СССР. — Тр. ПИН АН СССР, 1978, т. 166, 184 с. 22. Станкевич Е. С., Пояркова З. Н. Васкоцератиды тулона Юж. Киргизии и Таджикской депрессии. — В кн.: Континентал. образ. вост. районов Средн. Азии и Казахстана. Л., 1969, с. 86—113. 23. Хакимов Ф. Х. Зона *Subprionocyclus cristatus* в верхней части тулона Таджикской депрессии. — ДАН СССР, 1970, т. 194, № 2. 24. Цейслер В. М. О перерыве между тулоном и сеноманом в юго-зап. отрогах Гиссарского хребта. — В кн.: Новые данные по геол. и нефтегазонос. Средн. Азии. М., 1961, с. 81—84. 25. Kobayashi T. The Trigonoides Basins and the Cretaceous Palaeogeography of East and Southeast Asia. — Proc. Japan Acad. Ser. B. Phys. and Biol., sci., 1979, vol. 55, N 1, p. 1—5. 26. Nestler H. Die Fossilien der Rügener Schreibkreide. Wittenberg Lutherstadt, 1975, 120 S.

ДВГИ АН СССР,  
Владивосток

Поступила в редакцию  
19.04.83

БЮЛ. МОСК. О-ВА ИСПЫТАТЕЛЕЙ ПРИРОДЫ. ОТД. ГЕОЛ., 1984, Т. 59, ВЫП. 3

УДК 564.53

## ВЫСШИЕ ТАКСОНЫ ЮРСКИХ И МЕЛОВЫХ RHYLLOCERATIDA

*Н. В. Безносков, И. А. Михайлова*

Род *Ammonites Bruguière*, 1789 к настоящему времени трансформирован в надотряд или подкласс *Ammonoidea*, который объединяет около 1800—2000 родов, из них 1200—1400 родов существовало в юрском и меловом периодах. В начале разработки классификации аммоноидей как равноценные признаки рассматривались общая форма раковины, особенности строения ее наружной стороны, скульптура, контур лопастной линии и степень ее рассеченности. Эти первые классификации, начиная от предложенной в 1801 г. Ламарком и кончая разрабатываемыми в середине прошлого столетия классификациями Орбиньи, Квенштедта и Вудворда [23], были чисто морфологическими, т. е. в них виды аммонитов объединялись в группы или роды по степени сходства перечисленных признаков.

Характер рассеченности седел и лопастей как важнейший признак классификации аммонитов принял еще Г. Хаан [24], установивший роды *Goniatites* и *Ceratites*, а использовать этот признак в качестве основы для разработки системы аммоноидей стали А. Гайетт [25], А. П. Карпинский [12] и Дж. П. Смит [31—34], которые показали, что изменение лопастной линии в онтогенезе рекапитулирует главные черты ее развития в филогенезе. Одновременно В. Бранко [22] выявил фундамен-

тальные различия в строении эмбриональных частей раковин палеозойских и мезозойских аммоноидей. Изучение развития лопастной линии в фило- и онтогенезе лежит в основе современных классификаций палеозойских аммоноидей, разработанных В. Е. Руженцевым, Б. И. Богословским, О. Шиндевольфом, А. К. Миллером, У. М. Фернишем и другими исследователями. В то же время в классификациях, принятых в крупнейших современных справочниках, указанный признак из-за значительно большей трудоемкости онтофилогенетического изучения лопастных линий мезозойских аммоноидей практически не используется [15, 16, 37, 38]. Вероятно, поэтому около 600 палеозойских и триасовых родов аммоноидей в американском справочнике сгруппированы в пять подотрядов, в наших отечественных «Основах палеонтологии» — в четыре отряда и 11 подотрядов, а все юрско-меловые аммоноидеи (включающие в два или три раза большее число родов) рассматривались в качестве одного отряда Ammonitida, разделенного на три подотряда: Phylloceratina Arkell, 1950; Lytoceratina Hyatt, 1889 и Ammonitina Hyatt, 1889. Первый включает несколько триасовых родов. Позднее было предложено рассматривать данные таксоны в ранге отрядов Phylloceratida, Lytoceratida и Ammonitida [6, 9].

Изучению лопастной линии в онтогенезе юрских и меловых аммоноидей, помимо трудоемкости, препятствовали как прямое отрицание значения этого признака для классификации — поспешный вывод, сделанный на основе ограниченного числа неточных наблюдений, так и ставшие популярными сожаления некоторых авторитетов по поводу необходимости «ломать» имеющиеся коллекции для того, чтобы наблюдать лопастные линии на всех стадиях развития. Тем не менее исследование лопастных линий в онтогенезе мезозойских аммоноидей, начатое В. Бранко и Дж. П. Смитом, продолжалось и продолжается до настоящего времени. Крупнейший вклад в эти исследования внес О. Шиндевольф [30], изучивший развитие лопастных линий в онтогенезе представителей большинства семейств и многих родов юрских и меловых аммоноидей и обобщивший все данные, имевшиеся к моменту публикации его монографии (им также приведена исчерпывающая библиография). После выхода труда Шиндевольфа данные по изучению лопастных линий юрских и меловых аммоноидей опубликовали в многочисленных работах советские и зарубежные авторы: С. Н. Алексеев, Т. Н. Богданова, А. А. Дагис, В. С. Грабовская (Кривошапкина), В. Д. Ильин, В. П. Казакова, И. В. Кванталиани, И. Г. Климова, В. Г. Князев, Т. А. Ломинадзе, С. В. Меледина, М. С. Месежников, Г. Г. Мирзоев, Т. П. Мельникова, Н. П. Михайлов, А. А. Савельев, С. З. Товбина, Ф. Х. Хакимов, М. З. Шарикадзе, R. Casey, D. L. Clark, T. Matsumoto, H. Hirano, I. Obata, J. Wiedmann, C. W. Wright, авторы настоящей статьи и др.

Выводы различных исследователей о филогенетических взаимоотношениях мезозойских аммоноидей, базирующиеся на наблюдениях лопастных линий в онтогенезе раковины, нередко отличаются между собой. Весь опыт изучения мезозойских аммоноидей показывает, что ни один из признаков их раковин, взятый в отдельности и вне истории его развития в филогенезе, не может служить основой для разработки их филогенетической классификации. Большинство юрских и меловых аммоноидей испытывало интенсивную гетерохронную параллельную эволюцию. Одни и те же экологические ниши в разное время занимались таксонами, находившимися в различной степени родства, что приводило к выработке сходных приспособлений и в итоге — к широкому проявлению гомеоморфизма раковин аммоноидей. В первую очередь

гомеоморфизм проявлялся в сходстве общей формы и скульптуры раковин, а иногда и в облике лопастной линии. Пример «поздне меловых цератитов» тривиален, однако внутри одной ветви при выработке сходной раковины нередко повторяется и одинаковый тип новообразования лопастей. Одновременно с гомеоморфизмом, обусловившим как повторное образование гомологичного признака (у близкородственных ветвей) или морфологически аналогичного признака (у конвергирующих групп), среди аммоноидей достаточно широко проявляется и индивидуальная изменчивость, в том числе и в развитии лопастных линий в онтогенезе. Последняя выражается как в числе, так и во времени появления и в порядке смещения новообразованных лопастей на наружную и внутреннюю стороны [11]. «Пластичность» юрских и меловых аммоноидей позволила им освоить почти все экологические ниши Мирового океана (кроме литорали и осолоненных лагун), однако она затрудняет палеонтологам-систематикам выявление родственных связей. В то же время наблюдаются смена аптихов диаптихами, а также ускорение преобразования во времени ряда признаков, вследствие чего они фиксируются на все более ранних стадиях онтогенеза, причем этот процесс происходит параллельно у различных ветвей мезозойских аммоноидей. К таким признакам относятся смещение сифона в вентральное положение, смена в направлении септальных трубок, начало усложнения лопастной линии и возникновение новых элементов.

Тем не менее опыт подсказывает, что прослеживание изменения признаков в онто- и филогенезе и выявление филогенетических связей юрских и меловых аммоноидей могут и должны лежать в основе группировки их в высшие таксоны — отряды, надсемейства, реже семейства. Главное значение имеют не отдельные детали строения лопастных линий, в том числе такие фундаментальные, как число лопастей в примасуре, целостность седел, место и последовательность заложения лопастей, а прослеживание становления и развития этих признаков в филогенезе. Отсюда чрезвычайно важное значение принимает индексация элементов лопастной линии не по месту их заложения в онтогенезе данной раковины, а в ходе их становления в филогенезе. Генетическая индексация элементов лопастной линии не может быть создана в отрыве от выявления их филогенеза. В качестве исходных мы принимаем индексы, предложенные В. Е. Руженцевым [17, 18] для пятилопастной примасуры мезозойских аммоноидей.

В современных справочниках [15, 16, 37, 38] принята точка зрения о существовании в юрском и меловом периодах трех подотрядов *Phylloceratina*, *Lytoceratina* и *Ammonitina*, составляющих отряд *Ammonitida*. Два первых подотряда весьма консервативны, а третий характеризовался на протяжении своего развития чрезвычайно широким диапазоном в варьировании признаков. В наиболее полном из упомянутых справочников [38] подотряд *Ammonitina* рассматривается как интенсивно дивергирующая полифилетическая группа, происходящая от этих двух консервативных стволов и неоднократно пополняемая их дериватами. Такая классификация содержит сознательный отказ от построения монофилетической системы юрских и меловых аммоноидей. Авторы раздела, посвященного рассмотрению отряда *Ammonitida*, В. Аркелл и К. В. Райт, — убежденные противники целесообразности и необходимости использования лопастной линии в качестве важнейшего критерия, позволяющего установить родство и взаимосвязь таксонов высшего ранга для построения естественной филогенетической системы меловых аммоноидей. Их взгляды в известной мере согласуются с представлениями крупнейшего исследователя мезозойских аммонитов — Л. Спета,

считавшего усложнение лопастной линии в онтогенезе раковины лишь следствием роста раковины, которое ни в коей мере не отражает филогенетические взаимоотношения родственных групп. В «Основах палеонтологии» эволюция мезозойских аммоноидей подробно не рассматривалась. На филогенетической схеме [15, с. 77] показано, что от подотряда *Phylloceratina* почти одновременно на границе триаса и юры отделились *Lytocerotina* и *Ammonitina*. Существенно иную классификацию и филогению юрских и меловых аммоноидей предложил О. Шиндевольф [30], который выделил два отряда — *Phylloceratida* (с подотрядами *Phylloceratina* и независимо происходящими от него *Arcestina*, *Lobitina*, *Pinacoceratina* и *Ceratitina*) и *Lytocerotida* (с подотрядами *Lytocerotina* и происходящими от него *Ammonitina*, *Tetragonitina* и *Ancyloceratina*). Классификация Шиндевольфа не может быть принята не столько из-за нарушения приоритета (сравни *Phylloceratina* Agkell, 1950 — *Ceratitina* Hyatt, 1884), сколько из-за неприемлемой, на наш взгляд, интерпретации филогенеза меловых аммоноидей и несоответствия ранга выделяемых высших таксонов, на чем мы остановимся ниже.

Предковой группой всех юрских и меловых аммоноидей является отряд *Phylloceratida*. Происхождение последних достаточно криптогенно. Их естественно увязывают с *Ceratitida* (или *Ceratitina*), а последние в большинстве работ рассматриваются как потомки *Prolecanitina* [15, 38]. Однако система и филогения собственно цератитов в настоящее время переживают период существенной перестройки. Достаточно сравнить системы надсемейственного ранга, приведенные в «Основах палеонтологии» [16], в «*Treatise on invertebrate paleontology*» [38], в монографиях А. А. Шевырева [19] и Ю. Д. Захарова [10], чтобы зафиксировать существенные несовпадения взглядов на объем, систему и эволюцию цератитов. Поэтому вопрос о действительных предках *Phylloceratida* сейчас может решаться в известной мере условно.

Принимая возможность происхождения отряда *Ceratitida* от пролеканитин, мы считаем, что они наследуют тот путь развития, при котором в онто- и филогенезе рядом с вентральной лопастью закладывается умбиликальная. Боковая лопасть (L), как показал В. Е. Руженцев, свойственна только слепой ветви палеозойских аммоноидей, которая на этом основании и была обособлена в отряд *Goniatitida*.

В современных классификациях отряд *Phylloceratida* непосредственно выводят либо от *Prolecanitina* [30], либо через них же от ранних *Ceratitida* — *Ophiceratidae* Arthaber, 1911 [38] или *Meekoceratina* [7].

Сравнительно недавно американские палеонтологи К. Спиноза, В. Ферниш и Б. Гленистер [35] отметили у пермских цератитов появление боковой лопасти и редукцию лопасти умбиликальной. Исходя из этого А. А. Шевырев и С. П. Ермакова [20] заключили, что у триасовых цератитов рядом с брюшной лопастью располагается боковая, а не умбиликальная. Иная индексация лопастей у триасовых цератитов вызывает необходимость пересмотра индексов лопастей у юрско-меловых аммоноидей, и прежде всего у филлоцератид — непосредственных потомков цератитов. Общеизвестно, что до последнего времени наличие у филлоцератид боковой лопасти отвергалось.

Почти одновременно Ю. Д. Захаров высказал принципиально иной взгляд на возникновение и взаимоотношение различных групп пермских аммоноидей. По его мнению, среди пермских аммоноидей наблюдается параллельное развитие двух различных групп, внутри которых происходит переход от L-типа к U-типу. При этом хотя ранние цератиты и наследуют L-тип развития, но у них в ходе развития проис-

ходит перестройка перегородки и наблюдается переход к U-типу. При такой постановке вопроса у отряда Phylloceratida боковая лопасть отсутствует. Сказанное заставляет нас пока воздержаться от изменения индексов лопастей юрско-меловых аммоноидей, сохранив терминологию В. Е. Руженцева.

В предлагаемой нами [3] системе выделяются (рис. 3):

Отряд Phylloceratida Arkell, 1950

Отряд Lytoceratida Hyatt, 1889

Подотряд Lytoceratina Hyatt, 1889

Подотряд Turrilitina Besnosov and Michailova, 1983

Отряд Ammonitida Hyatt, 1889

Подотряд Ammonitina Hyatt (emend. Besnosov and Michailova, 1983)

Подотряд Naploceratina Besnosov and Michailova, 1983

Подотряд Perisphinctina Besnosov and Michailova, 1983.

Подотряд Ancyloceratina Wiedmann (emend. Besnosov and Michailova, 1983)

Отряд Phylloceratida включает одно надсемейство Phyllocerataceae, существовавшее с триаса до мела. Он представляет собой наиболее обособленную консервативную группу мезозойских аммоцитов сравнительно небольшого объема. Этот отряд эволюционировал очень

медленно и отдельные роды, по видимому, существовали продолжительное время. Все они имели спирально-плоскостную, обычно инволютную раковину, как правило, с очень тонкой скульптурой. Протоконх обычно шаровидный, диаметр и ширина достаточно близки друг к другу и составляют у юрских форм от 0,48 до 0,90 мм, а у меловых — от 0,4 до 0,6 мм, т. е. протоконхи более молодых форм в целом несколько меньше. Исключением является чрезвычайно крупный протоконх ( $D=1,26-1,47$ ), описанный у бореального *Phyllorachysceras* [8]. Поперечное сечение на протяжении первых двух оборотов низкое, от полулунного до округлого. С середины третьего оборота быстро возрастают инво-

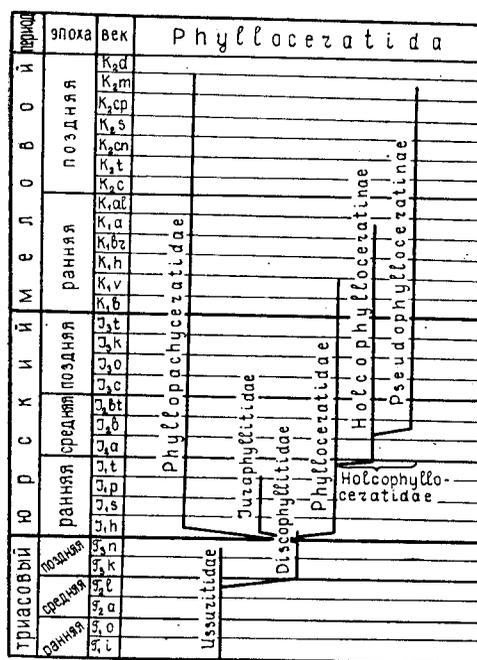


Рис. 1. Филогенетическая схема отряда Phylloceratida

лутные части оборота. Но даже при некоторых колебаниях в объемности оборотов и характере скульптуры единство этого отряда проявляется в стабильности морфогенеза лопастной линии (рис. 1, 2).

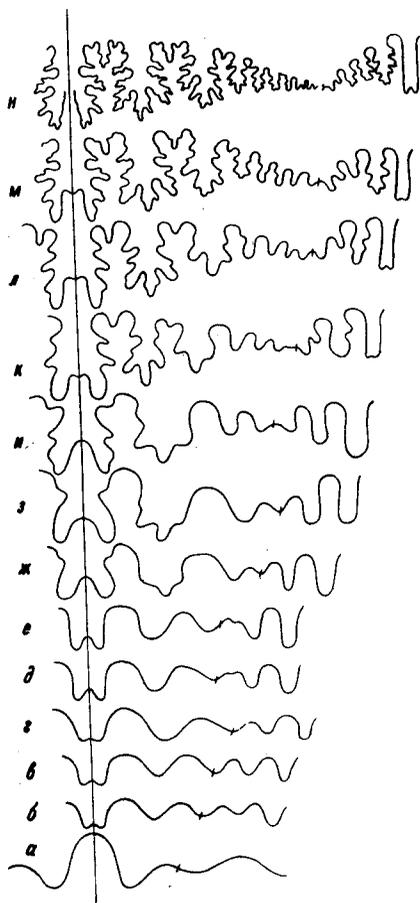
Онтогенез лопастной линии был изучен у юрских и меловых филлоцератид. Серию юрских форм изучали Н. В. Безносов [1] и О. Шиндевольф [30]; раннемеловые филлоцератиды рассматривали В. В. Друщиц [5], И. А. Михайлова [13, 14], а поздне меловые — Дж. П. Смит [31],

И. Видманн [39] и В. С. Грабовская [4]. Расхождения во мнениях касаются числа лопастей просутуры, способа появления новых элементов и формы спинной лопасти.

Просутура двухлопастная. Примасура пятилопастная (VUU<sup>1</sup>ID). Генетические седла цельные на всех стадиях онтогенеза. Рассечение морфологических седел происходит за счет смещения боковых зубцов лопастей в вершину прилегающего седла — из лопасти V в седло V/U, из лопасти U<sup>1</sup> и других умбиликальных лопастей, смещенных на наружную боковую сторону, в седла, расположенные снаружи от них. Новообразование лопастей в онтогенезе первоначально происходит за счет деления седла U<sup>1</sup>/I и появления лопасти U<sup>2</sup>, а затем в результате последовательного многократного деления лопасти, расположенной к моменту деления на шве. Спинная лопасть D всегда двураздельная с прямыми боковыми сторонами (литуидная).

Формула лопастной линии:  
 $(V_1V_1)UU^1U^2 : I(D_1D_1) \rightarrow$   
 $\rightarrow (V_1V_1)UU^1U^2 : U_1^2ID \rightarrow$   
 $\rightarrow (V_1V_1)UU^1SID.$

Рис. 2. Изменение лопастной линии в онтогенезе раковины *Euphyloceras velledae* Mich.: а—д — 1, 3, 4, 6, 7-я линии (×40); е — 9-я линия, конец 11-го оборота (×40); ж — 16-я линия, 1,5 оборота (×40); з — 18-я линия, 1,7 оборота (×40); и — 22-я линия, 2 оборота (×36); к — 27-я линия, 2,2 оборота (×24); л — 30-я линия, 2,5 оборота (×18); м — 36-я линия, 3 оборота (×13); н — 3,2 оборота (×8); экз. № 7/2656; Дагестан; поздний апт



К отряду Phylloceratida относятся шесть семейств (всего около 50 родов): Ussuritidae Hyatt, 1900; Discophyllitidae Spath, 1927; Phylloceratidae Zittel, 1884; Phyllopachyceratidae Collignon, 1937; Juraphyllitidae Arkell, 1950; Holcophylloceratidae Drushits, 1956.

Phylloceratida от большинства Ceratitida отличаются пятилопастной примасурой, от Ceratitida с пятилопастной примасурой — способом появления новых лопастей в онтогенезе раковины, от Lytoceratida и большинства Ammonitida — генетически целыми седлами.

Внутри рода Ammonites Bruguière А. Орбиньи [26] обособил группу «Heterophylli», которую принимал и Ф. А. Квенштедт [27]. Несколько позднее Е. Зюсс [36] установил род Phylloceras, далее К. Циттель [40] выделил семейство Phylloceratidae, которое, по его представлениям, соответствовало группе Heterophylli Ф. А. Квенштедта. В. Аркелл [21] предложил подотряд Phylloceratinae, а В. В. Друшиц [6] поднял его ранг до отряда Phylloceratida. По О. Шиндевольфу [30],

отряд Phylloceratina, помимо Phylloceratina, включает подотряд Ceratitina, Arcestina, Lobitina и Pinacosceratina. Если бы такое объединение было правомерно, то отряд, следуя приоритету, надо было бы называть Ceratitida, так как это название было предложено ранее, чем Phylloceratina. На большую близость филлоцератид с цератитами триаса, чем с аммонитами юры и мела, мы указывали ранее [2]. Однако вопрос об объединении их в составе одного таксона в ранге отряда

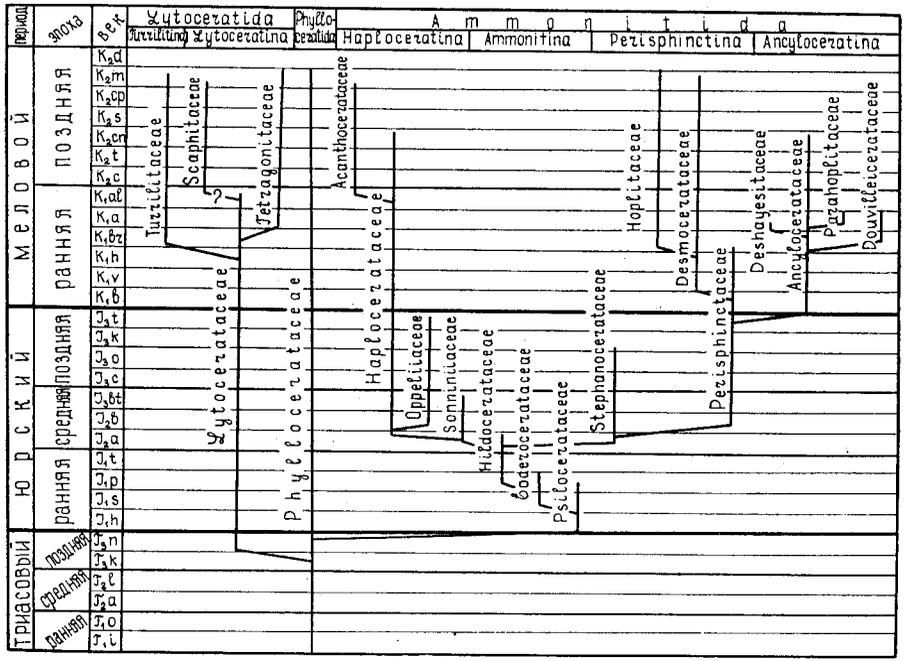


Рис. 3. Филогенетическая схема юрско-меловых аммонидей [3]

может быть решен при условии доказательства независимого происхождения различных ветвей триасовых цератитов от филлоцератид, а не от общего с ними предка или друг друга.

Первые достоверные филлоцератиды — ранне-среднетриасовый род *Leiorhyllites* Diener семейства *Ussuritidae* — обладали эволютной раковиной с немногими (1—2) новообразованными умбиликальными лопастями или без них, слабо рассеченными окончаниями двураздельной вентральной лопасти, умбиликальной и первой умбиликальной лопастями, второй умбиликальной и внутренней боковой лопастями и двузубчатой дорсальной лопастью с прямыми боковыми стенками «литуйдной» [29]. У средне-позднетриасовых *Ussuritidae* параллельно с увеличением involuтиности раковины возрастает число новообразованных умбиликальных лопастей и увеличивается глубина их рассечения. У позднетриасовых *Discorhyllitidae* на наружной стороне раковины происходит смещение боковых зубцов лопастей в вершины седел и в целом вырабатывается тип лопастной линии, характерный для юрских и меловых филлоцератид.

Среди последних прослеживаются три длительно существовавших ствола — семейства *Phylloceratidae* Zittel, *Phyllophyceratidae* Collignon и *Holcophylloceratidae* Drushits. Первое семейство происходит от

дискофиллитид — рода *Rhacophyllites* Zittel, 1884 [2, 28] и характеризуется развитием обычно крупных гладких или покрытых нитевидными ребрами раковин, с прямым устьевым краем и параллельными ему пережимам или валиками, отсутствовавшими у некоторых родов. Семейство *Phylloporachyceratidae*, по-видимому, также происходит от дискофиллитид — форм, близких к *Tragorhacoceras* Spath, — и объединяет преимущественно мелкорослые раковины, несущие ребра-складки на конце фрагмокона и жилой камере, оканчивающейся устьем с прямыми краями. Ребристость может редуцироваться. Для семейства характерно симметричное разделение этого седла (V/U) за счет смещения в его вершину бокового зубца брюшной лопасти и его последующего глубокого расчленения, что приводит к четырехлепестковому расчленению наружного бокового седла.

Семейство *Holcophylloceratidae* происходит в конце ранней — начале средней юры от *Phylloceratidae*, от которых отличается образованием устья с боковыми выступами. В эволюции семейства наблюдаются две ветви — подсемейства *Holcophylloceratinae* Drushits, 1956 и *Pseudophylloceratinae* Besnosov, 1957. У первого подсемейства раковина до жилой камеры включительно сохраняла пережимы, параллельные устью, несла ребра-складки или была гладкой. У второго пережимы на раковине смещались на ранние стадии онтогенеза, а скульптура была представлена нитевидными ребрами. У *Holcophylloceratinae* наблюдается четко выраженный диморфизм раковины [1]. Семейство *Jugaphyllitidae* Arkell, вероятно, представляет собой гетерогенную группу раннеюрских родов филлоцератид, конвергентно вырабатывающих признаки формы раковины и скульптуры, характерные для аммонитид (раковина полуинволютная, вентральная сторона заостренная, киль, вентральная борозда, S-образный изгиб устья и ребер), или же сохраняющих дискофиллитидный тип раковины. У рода *Tragophylloceras* Huatt на боках дорсальной лопасти возникают зубцы [30, рис. 37, 38].

Наличие боковых зубцов на дорсальной лопасти показано также в работе Дж. П. Смита [31] для позднемелового *Hypophylloceras opoense* Stant. и В. В. Друщице [5] для раннемелового *Euphylloceras ponticuli* Rouss. И. Видманн [39], переизучив оригинальный материал для *Hypophylloceras opoense* Stant. и проанализировав онтогенез лопастной линии *H. japonicum* Mat., доказал, что в наблюдения Дж. П. Смита вкралась ошибка. Просмотр нескольких экземпляров *Hypophylloceras gamosum* Meek из верхнемеловых отложений Сахалина и недавно опубликованные данные В. С. Грабовской [4] подтвердили литуидное строение спинной лопасти. Анализируя форму спинной лопасти *Euphylloceras ponticuli* Rouss с двумя боковыми зубцами [5, рис. 48], И. Видманн пришел к выводу, что они могут быть объяснены локальными утолщениями спинной лопасти в тех случаях, когда соседние перегородки частично заходят друг в друга. Таким образом, следует признать, что литуидность спинной лопасти является одним из характернейших признаков отряда *Phylloceratida*, который нарушается только у юрского рода *Tragophylloceras*.

В филогении отряда *Phylloceratida* прослеживается смена эволютивных раковин инволютными, увеличение числа новообразованных умбиликальных лопастей, расчленение морфологических седел за счет смещения боковых зубцов лопастей в вершины седел и сохранение литуидной дорсальной лопасти с двураздельным окончанием.

В. В. Друщиц, М. Ф. Богословская и Л. А. Догужаева [7] установили прогрессирующее в филогенезе смещение изменения направления септальных трубок — ретрохоанитовых на прохоанитовые на все более

ранние стадии онтогенеза. О. Шиндewolf [30] указывает у триасового *Monophyllites* анаптихи, у позднеюрских филлоцератид диаптихи.

Большинство хорошо известных родов филлоцератид являются космополитами, их распространение не было ограничено ни климатическими поясами, ни отдельными океанами прошлого. В то же время прослеживается четкая приуроченность их захоронений к глубоководным отложениям геосинклинальных и перикратонных бассейнов, в шельфовых мелководных морях филлоцератиды представлены в эпохи максимальных трансгрессий и, как правило, видами и родами инадаптивных специализированных ветвей, либо крупнорослыми единичными экземплярами. Эта адаптация филлоцератид, по-видимому, обусловила, с одной стороны, консерватизм морфологии их раковины, а с другой — длительность существования отряда и большинства входящих в него семейств.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Безносков Н. В. Юрские аммониты Сев. Кавказа и Крыма. Л., 1958, 118 с. 2. Безносков Н. В. К систематике юрских *Ammonitida*. — Палеонтол. журн., 1960, № 1, с. 29—44. 3. Безносков Н. В., Михайлова И. А. Эволюция юрско-меловых аммоноидей. — ДАН СССР, 1983, т. 269, с. 733—737. 4. Грабовская В. С. Онтогенез лопастной линии меловых филлоцератид Сахалина. — В кн.: Эволюция организмов и биостратиграфия середины мелового периода. Владивосток, 1981, с. 86—91. 5. Друщиз В. В. Нижнемеловые аммониты Крыма и Сев. Кавказа. М., 1956, 147 с. 6. Друщиз В. В. Объем отряда *Lytoceratida*. — Бюл. МОИП. Отд. геол., 1962, т. 37, вып. 1, с. 154—155. 7. Друщиз В. В., Богословская М. Ф., Догужаева Л. А. Эволюция септальных трубок у аммоноидей. — Палеонтол. журн., 1976, № 1, с. 41—56. 8. Друщиз В. В., Догужаева Л. А. Аммониты под электронным микроскопом. М., 1981, 238 с. 9. Друщиз В. В., Михайлова И. А. О систематике раннемеловых аммонитов. — Палеонтол. журн., 1974, № 4, с. 32—44. 10. Захаров Ю. Д. Раннетриасовые аммоноидеи Востока СССР. М., 1978, 224 с. 11. Казакова В. П. Результаты изучения некоторых тоарских, ааленских и нижнебайосских аммонитов из надсемейства *Hildocerataceae* Hyatt. М., 1971, 108 с. 12. Карпинский А. П. Об аммонеех артинского яруса и о некоторых сходных с ними каменноугольных формах. — Зап. Спб. минерал. о-ва, 1890, сер. 2, ч. 27, с. 15—195. 13. Михайлова И. А. Особенности морфогенеза отряда *Phylloceratida*. — ДАН СССР, 1979, т. 246, № 5, с. 1223—1226. 14. Михайлова И. А. Система и филогения высших таксонов меловых аммоноидей. — Палеонтол. журн., 1982, № 2, с. 15—32. 15. Основы палеонтологии. Моллюски — головоногие. 1. М., 1962, 424 с. 16. Основы палеонтологии. Моллюски — головоногие. 2. М., 1958, 339 с. 17. Руженцев В. Е. Основные типы эволюционных изменений лопастной линии верхнепалеозойских аммонитов. — Тр. Палеонтол. ин-та, 1949, т. 20, с. 183—198. 18. Руженцев В. Е. Надотряд *Ammonoidea*. Общая часть. — В кн.: Основы палеонтологии. Моллюски — головоногие. 1. М., 1962, с. 243—334. 19. Шевырев А. А. Триасовые аммоноидеи юга СССР. — Тр. Палеонтол. ин-та, 1968, т. 119, 272 с. 20. Шевырев А. А., Ермакова С. П. К систематике цератитов. — Палеонтол. журн., 1979, № 1, с. 52—58. 21. Arkell W. J. A classification of the Jurassic ammonites. — *J. Paleontol.*, 1950, vol. 24, p. 353—364. 22. Branco W. Beitrage zur Entwicklungsgeschichte der fossilen Cephalopoden. — *Palaeontographica*, 1879—1880, Bd 26 (1879), p. 15—50; Bd 27 (1880), p. 17—81. 23. Fischer P. Subdivisions des Ammonites. — *J. Conchyliologie*, 1879, 3 ser., т. 19, vol. 27. 24. Haan G. Monographie ammoniteorum et goniatiteorum specimen. 1825, 168 p. 25. Hyatt A. Genera of fossil cephalopoda. — *Boston Soc. Hist., Proc.*, 1883—1884, vol. 22, p. 253—338. 26. Orbigny A. Paléontologie française. Terrains crétacés, 1, Cephalopodes. Paris, 1840—1842, 662 p. 27. Quenstedt F. A. Petrefactenkunde Deutschlands. Die Cephalopoden. Tübingen. 1845—1849, 580 S. 28. Roman F. Les ammonites jurassiques et crétacées. Paris, 1938, 554 p. 29. Salieid R. Über die Aesgestaltung der Lobenlinie bei Jura- und Kreide-Ammonoideen. — *Nachr. Gessell. Wiss. Göttingen. Mat.-Phys. Kl.*, 1919, N 3, S. 449—467. 30. Schindewolf O. H. Studien zur Stammesgeschichte der Ammoniten. — *Abhandl. Akad. Wiss. Liter. Mainz.*, 1961—1968, 1961, Li. 1, S. 1—109; 1966, Li. 6, S. 673—730; 1968, Li. 7, S. 731—901. 31. Smith J. P. The development of *Lytoceras* and *Phylloceras*. — *Proc. Calif. Acad. Sci.*, Ser. 3, Geol., 1898, vol. 1, p. 129—160. 32. Smith J. P. Larval stages of *Schloenbachia*. — *J. Morphol.*, 1899, vol. 16, N 1, p. 237—268. 33. Smith J. P. The development and phylogeny of *Placentoceras*. — *Proc. Calif. Acad. Sci.*, Ser. 2, Geol., 1900, vol. 1,

N 7, p. 181—240. 34. Smith J. P. The larval coil of Baculites. — Amer. Naturalist, 1901, vol. 35, N 409, p. 39—49. 35. Spinosa C., Furnish W. M., Glenister B. F. The Xenodiscidae, Permian ceratitoid ammonoids. — J. Paleontol., 1975, vol. 49, N 2, p. 239—283. 36. Suess E. Über Ammoniten. Sitzungsber. kön. — Akad. Wiss. Math.-Naturwiss. Kl., 1865, Bd 52, Abt. 1, S. 71—89. 37. Traité de paléontologie. T. 2. Masson et Cie, Editeurs 120, Boulevard Saint-Germain, 1952, 790 p. 38. Treatise on invertebrate paleontology. Pt. L. Mollusca 4. Cephalopoda. Ammonoidea. — Geol. Soc. America. Univ. Kansas Press, 1957, 490 p. 39. Wiedmann J. Ammoniten aus der Vascogotischen Kreide (Nordspanien). I. Phylloceratina, Lytoceratina. — Palaeontographica, 1962, Bd 118, S. 119—237. 40. Zittel K. Handbuch der Palaeontologie. München u. Leipzig, 1884, Abt. 1, Bd 2, 893 S.

Московский  
государственный университет

Поступила в редакцию  
02.02.83

БЮЛ. МОСК. О-ВА ИСПЫТАТЕЛЕЙ ПРИРОДЫ. ОТД. ГЕОЛ., 1984, Т. 59, ВЫП. 3

УДК 569.911.7

## БИОМЕТРИЧЕСКИЕ РЕКОНСТРУКЦИИ СТЕБЛЕЙ ИСКОПАЕМЫХ МОРСКИХ ЛИЛИЙ

В. Г. Кликушин

Скелет морских лилий состоял из большого числа разных по форме и размерам табличек. После смерти животного он, как правило, распадался, и поэтому при исследовании ископаемых криноидей в большинстве случаев приходится иметь дело с разрозненными скелетными элементами. На значительные трудности наталкиваются попытки реконструкции скелетов морских лилий, основывающиеся на изучении отдельных табличек. Однако некоторые выводы о строении стеблей можно сделать, используя данные статистической обработки ископаемого материала.

Членики стеблей (или колумналы) в различных таксономических группах имели разную конструкцию и размеры. Поэтому измеряемые величины в каждом случае разные. У всех колумналей может быть измерена высота ( $h$  — рис. 1, а, б, в), для круглых члеников нетрудно замерить диаметр ( $D$  — рис. 1, а).

Если сечение стебля эллиптическое, как у Bourgueticrinida или Thiollierinidae, замеряются длины большого и малого диаметров ( $D$  и  $d$  — рис. 1, б). Если сечение стебля пятиугольное, как

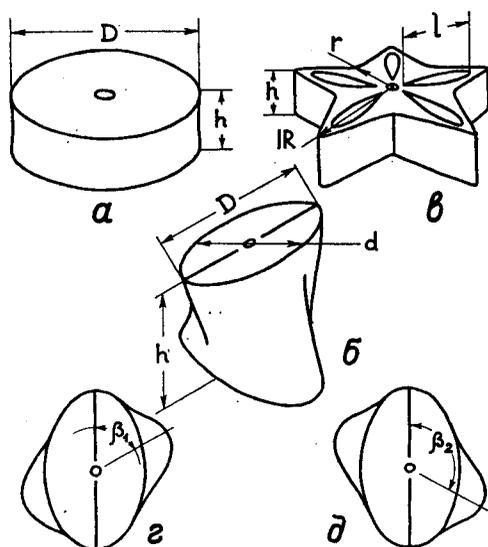


Рис. 1. Основные измерения члеников стеблей морских лилий: а — цилиндрический членик; б — эллиптический членик; в — звездчатый членик; г, д — поворот фулькральных валиков на двух сторонах эллиптического членика ( $h$  — высота,  $d$  — малый диаметр,  $D$  — диаметр,  $l$  — длина пегали,  $r$  — длина радиуса сочленовой поверхности,  $IR$  — длина интеррадиуса сочленовой поверхности,  $\beta_1$  — угол поворота фулькральных валиков в правом членике,  $\beta_2$  — угол поворота фулькральных валиков в левом членике)