

АКАДЕМИЯ НАУК СССР  
ВСЕСОЮЗНОЕ ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

# ЕЖЕГОДНИК ВСЕСОЮЗНОГО ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКОГО ОБЩЕСТВА

Том XXVI

Редакторы тома

*Е. А. Модзалевская, И. М. Колобова*



ЛЕНИНГРАД  
«НАУКА»  
ЛЕНИНГРАДСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ  
1983

С.Н. Алексеев, М.Н. Вавилов

О ПРИНЦИПАХ РАЗВИТИЯ И ТЕРМИНОЛОГИИ  
ЭЛЕМЕНТОВ ЛОПАСТНОЙ ЛИНИИ  
МЕЗОЗОЙСКИХ АММОНОИДЕЙ

Большинство отечественных палеонтологов, занимающихся вопросами систематики аммоноидей, придерживаются терминологии элементов лопастной линии, разработанной В.Е. Руженцевым [15]. Из его системы обозначений, как отмечал Н.П. Луппов [9, с. 69], «следует парадоксальный вывод: мезозойские аммоноидеи, для которых впервые было введено понятие „латеральная лопасть“ с символом  $L$ , получившее в этом значении широкое применение в мировой палеонтологической литературе, оказались лишенными этой лопасти». Понятие „латеральная“ [20], или „боковая“ лопасть использовали в своих работах по онто- и филогенетическим построениям вслед за Ф. Нетлинггом [22, 23], Р. Веекингом [29, 30] и О.Г. Шиндewolfом [24, 25, 26, 27] – И. Видман [31, 32, 33], Ю.Н. Попов [14], И. Кульман и И. Видман [21], М.Н. Вавилов [1, 2, 3, 4, 5], М.С. Месежников и С.Н. Алексеев [10], Н.П. Луппов [9].

В отличие от этих исследователей, последователи В.Е. Руженцева также используют индекс  $L$ , но для обозначения адвентивных лопастей, развившихся из первого бокового седла, ранее обозначаемых индексом  $A$  [25, 26].

К настоящему времени в отечественной палеонтологической литературе фигурируют две системы обозначения элементов исходных лопастных линий. Одна из них предложена В.Е. Руженцевым –  $VU:ID$ , во второй – в основном используются те же индексы, но первично умбиликальная лопасть ( $V$ ) рассматривается в качестве латерального (первичного бокового) элемента ( $L$ ), а  $L$  В.Е. Руженцева – как адвентивный элемент.

Отказ от собственно боковой (латеральной) лопасти повлек за собой путаницу в индексации лопастей. Следуя построениям В.Е. Руженцева, мы вынуждены принять одни и те же индексы для обозначения различных элементов лопастной линии у цератитов и аммонитов, имеющих совершенно отличные друг от друга принципы развития линии и вычленения элементов.

Последние данные, опубликованные американскими палеонтологами [28] и вслед за ними А.А. Шевыревым и С.П. Ермаковой [19], показали наличие у самых ранних цератитов трехлопастной примасуры – ( $VU:D$ ) и появление на третьей линии сразу двух лопастей, „которые наиболее логично интерпретируются как наруж-

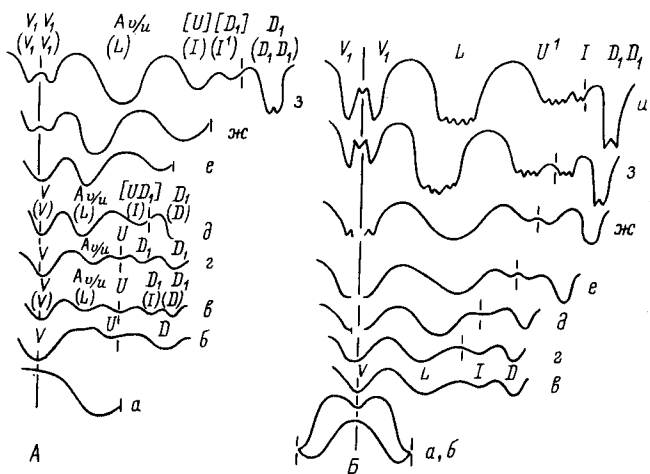


Рис. 1. Онтогенез лопастных линий.

А - *Paraceltites* и Б - *Tirolites* [19, 28]. В круглых скобках приведена индексация А.А. Шевырева и С.П. Ермаковой [19, с. 53, рис. 1, 2], без скобок - индексы авторов.

ная и внутренняя боковые" [19, с. 52]. Анализируя обозначение и интерпретацию лопастей у *Paraceltites* и *Tirolites*, приведенные в этой работе, неизбежно приходим к выводу, что применяемые авторами символы L и I несут различную смысловую нагрузку и обозначают отнюдь не гомологичные элементы (рис. 1). Лопасть, обозначенная символом L, у *Paraceltites* является адвентивным элементом (не первичным), у *Tirolites* - это первичная лопасть, заложенная в примасутуре. В связи с этим они должны обозначаться различными индексами, отражающими их происхождение, а именно: А (адвентивная лопасть) у *Paraceltites* и L (наружная боковая лопасть) у *Tirolites*.

Появление у цератитов лопасти L (по В.Е. Руженцеву) на рубеже палеозоя и мезозоя А.А. Шевырев и С.П. Ермакова [19] объясняют скачкообразным развитием этого отряда. Анализируя взаимное расположение элементов на примасурах палеозойских форм и известные примеры онтогенетического развития лопастных линий [21], приходим к выводу об отсутствии качественно выраженного скачка при становлении боковой лопасти. Действительно, настоящая боковая лопасть (L) и адвентивная лопасть (L - по В.Е. Руженцеву) присутствует как у мезозойских, так и у палеозойских форм.

Рассматривая формулы примасур мезозойских аммоноидей, можно выделить ряд типов (рис. 2), основанных на характере взаимного расположения лопастей на поверхности оборота. Первым, наиболее примитивным, является -  $VU;D$ , обнаруженный у пермских цератитов [28], второй характерен в основном для цератитов

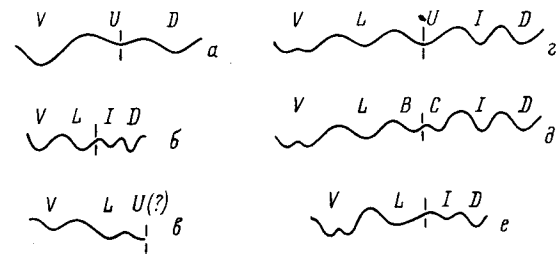


Рис. 2. Типы примасур мезозойских аммоноидей и их индексация.

а - *Paraceltites elegans* Girty [28, с. 260, фиг. 76]; б - *Arctoceras omoloense* Vavilov [2, с. 41, рис. 2а]; в - *Sibirites eichwaldi* Mojs. [7, с. 107, рис. 356]; г - *Polyptychites* ex gr. *middendorffi* Pavl.; д - *Caudryceras tenuiliratum* Yabe [13, с. 89, рис. 56]; е - *Hypoturrilites gravesianus* (d'Orb.) [13, с. 87, рис. 4а].

триаса -  $VL:ID$ , третий наиболее распространен у юрских и меловых аммонитов -  $VLU:ID$ ; четвертый тип известен только у меловых форм [12], встречается довольно редко и характеризуется шестилопастной примасурой -  $VLB:CID$ <sup>1</sup>.

Таким образом примасуры мезозойских аммоноидей состоят из следующих элементов:

V - вентральная лопасть. Расположена на вентральной стороне оборота; ось ее симметрии лежит на плоскости, медиально делящей сечение оборота на две равные половины.

D - дорсальная лопасть. Расположена на дорсальной стороне оборота; залегает диаметрально противоположно лопасти V, симметрично рассекается медиальной плоскостью.

I - парная внутренняя боковая лопасть. Расположена на дорсальной стороне и отделена седлом I/D от дорсальной лопасти.

L - парная наружная боковая лопасть. Расположена на боковой поверхности оборота; отделена седлом V/L от лопасти V, седлом L/U от лопасти U, а при четырехлопастной примасуре седлом L/I от лопасти I.

U - умбиликальная лопасть (парная). Расположена между лопастями L и I (в случае пятилопастной примасуры), лежит, как правило, на умбиликальном шве, а в случае отсутствия лопасти I отделена седлом U/D от дорсальной лопасти.

B, C - лопасти, встречающиеся только в шестилопастной примасуре. Расположены на месте лопасти U, отделены седлами L/B,

<sup>1</sup> Индексы лопастей B и C выбраны произвольно, поскольку к настоящему времени полностью использованы символы, отражающие положение этих элементов на поверхности оборота.

C/I соответственно от лопастей L и I и небольшим седлом друг от друга.

Основное положение морфогенетического подхода к индексации элементов лопастной линии [15] заключается в том, что индексы должны точно отражать положение любой лопасти в момент ее становления и в процессе онтогенеза показывать изменения линии, легко прослеживаемые от конечной формулы к начальной. В противном случае один и тот же индекс будет обозначать (как в случае с *Paraceltites* и *Tirolites*) принципиально различные элементы и конечная генетическая формула не будет отражать все изменения в развитии линии. В связи с этим лопасти, заложенные в примасуре, следует рассматривать в качестве основных, жестко фиксированных элементов линии, которые не могут исчезать или появляться на более поздних стадиях онтогенеза. Элементы, заложенные в примасуре, предлагается обозначать символами V, L, U, I, D, которые давно использовались в нашей палеонтологической литературе, и новыми B и C, в зависимости от их совместного положения на поверхности оборота без каких-либо пояснительных добавочных индексов во избежание многозначного их толкования. Любое усложнение линии должно быть не только отражено в конечной формуле, но и по возможности должен быть зафиксирован момент его появления относительно уже имеющихся первичных элементов. После становления примасуры развитие лопастной линии идет различными путями: образуются новые и адвентивные лопасти, линия усложняется за счет последовательного деления возникших ранее лопастей, иногда в процессе онтогенеза происходит объединение элементов и упрощение линии. Рассмотрим терминологию и основные типы развития элементов лопастной линии на ранних, средних и поздних стадиях онтогенеза.

1. Образование новых лопастей происходит на умбиликальном шве или в непосредственной близости от него. Они обозначаются  $U^1$ ,  $U^2$ ,  $U^3$  и т.д. Наиболее сложным в этой связи является вопрос о том, что происходит: появление нового элемента (из седла) или усложнение старого (раздвоение лопасти). Обычно прежде чем усложниться (будь то лопасть или седло) элемент проходит стадию подготовки: происходит его расширение (или растягивание), и, отчасти, уплощение, а затем – усложнение. Такая „подготовка“ элемента иногда хорошо заметна и интерпретация в этом случае не составляет особого труда (рис. 3). В противном случае, когда не достаточно ясно, в результате чего появилась новая лопасть (имеется в виду возникновение лопасти на стенке седла) интерпретация может быть двоякая, что несомненно требует дополнительных исследований.

Интересным случаем появления новых лопастей являются линии среднетриасовых *Parapropanoceratidae*. На ранних и средних стадиях онтогенеза в результате изменения высоты и формы умбиликальной стенки новые лопасти возникают не на шве, а на некотором расстоянии от него, как правило в середине умбиликальной стенки, на месте гипотетического шва [3]. Место возникновения

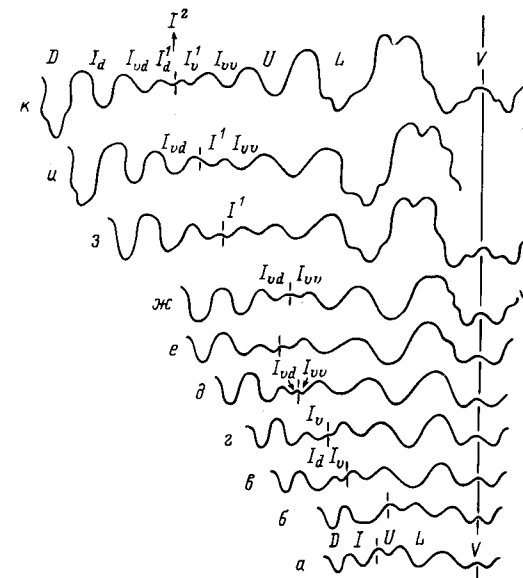


Рис. 3. Онтогенез лопастной линии *Temnoptychites simplex inflatus* Bodyl. Все стадии зарисованы с экз. 48/8.

а – примасура; б – восьмая линия (B = 0.4 мм; Ш = 0.9 мм); в – двенадцатая линия (B = 0.5 мм; Ш = 1.15 мм); г – пятнадцатая линия (B = 0.65 мм; Ш = 1.3 мм); д – восемнадцатая линия (B = 0.8 мм; Ш = 1.4 мм); е – двадцать первая линия (B = 0.75 мм; Ш = 1.5 мм); ж – двадцать третья линия (B = 0.8 мм; Ш = 1.6 мм); з – двадцать седьмая линия (B = 1.2 мм; Ш = 1.9 мм); и – тридцать третья линия (B = 1.4 мм; Ш = 2 мм); к – тридцать седьмая линия (B = 1.5 мм; Ш = 2.2 мм); увеличение линий: а-и – х30, линия к – х25. На стадиях б, г, д хорошо видна „подготовка“ лопасти I для последующего деления.

новых лопастей в этом случае, по-видимому, соответствует положению шва на предыдущей и последующих стадиях онтогенеза, когда умбиликальная стенка изменяет свою конфигурацию и высоту (рис. 4).

У некоторых представителей меловых аммоноидей отмечено [16, 17] усложнение четырехлопастной примасуры за счет появления новообразованных лопастей  $I^1$ ,  $I^2$ ,  $I^3$  и т.д. из седел I / D или  $I_v / I_d$ , лежащих на шве. Дополнительные индексы основного элемента поясняют положение частей разделившейся лопасти на наружной ( $I_v$ ) и внутренней ( $I_d$ ) частях раковины. В случае деления элемента без последующего перемещения его частей подобная индексация ( $I_v$ ,  $I_d$ ,  $I_{vv}$ ,  $I_{vd}$  и т.д.) указывает на их взаимное положение и позволяет проследить изменения лопасти по конечной генетической формуле. Количество индексов указывает на число делений основного элемента. Иногда по такому же принципу

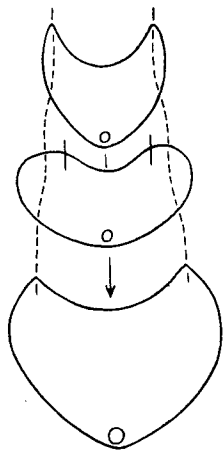


Рис. 4. Схема смещения в онтогенезе центра образования лопастей со шва на середину умбиликальной стенки.

усложняется лопасть  $U$ : в вершине вторичного седла  $U_v / U_d$  появляются новообразованные лопасти  $U^1, U^2, U^3$  и т.д.

Новые лопасти, появившиеся после становления примасуры, проходят различные стадии развития и преобразования, которые индивидуальны для различных групп аммоноидей (обычно надсемейств и семейств). Стадии развития характеризуются своими специфическими чертами, главными из которых являются последовательные смещения возникших лопастей относительно центра их образования.

Анализируя известные, пока еще немногочисленные примеры развития лопастных линий [1, 2, 3, 4, 6, 7, 18] триасовых аммоноидей, обладающих четырехлопастной примасурой, можно наметить несколько основных типов их развития:

1. Постоянное смещение всех новообразованных лопастей на наружную сторону раковины. Типовая формула лопастной линии -  $(V_1 V_1) L U^1 U^2 \dots : \dots I (D_1 D_1)$ . По такому принципу развиваются главным образом раннетриасовые цератиты и в меньшей степени средне- и поздне триасовые, обладающие немногочисленными элементами лопастной линии, более или менее эволютной раковины и слабо объемлющими оборотами (например, *Dieneroceras*, *Xenosejites* и др.).

2. Двустороннее смещение новообразованных элементов: лопасти с четными индексами переходят на внешнюю сторону оборота, с нечетными - на внутреннюю. Типовая формула линии -  $(V_1 V_1) L U^1 U^2 U^4 \dots : \dots U^3 I (D_1 D_1)$ . Подобное развитие наблюдается у ранне- и среднетриасовых аммоноидей, обладающих средне- и многолопастной линией, инволютной или полуинволютной раковины с сильнообъемлющими оборотами (*Koninckites*, *Arctohungarites* и т.д.).

3. Двустороннее смещение новообразованных элементов: лопасти с нечетными индексами переходят на внешнюю сторону раковины, с четными - на внутреннюю. Типовая формула линии -  $(V_1 V_1) L U^1 U^3 \dots : \dots U^2 U^4 I (D_1 D_1)$ . Так развиваются главным образом средне- и поздне триасовые аммоноидеи, обладающие средне- и многолопастной линией, инволютной или полуинволютной раковины с сильнообъемлющими оборотами (такие, как *Stenopopanoceras*, *Danubites*).

4. Двустороннее смещение лопастей по второму или третьему типу в сочетании со значительным усложнением вентральной лопасти за счет появления псевдоадвентивных элементов. К этому типу относится немногочисленная группа раннетриасовых агониатитов и

цератитов (*Pseudosagoceras*, *Hedenstroemia*, *Procarnites* и др.); у средне- и поздне триасовых аммоноидей этот тип встречается очень редко.

5. Усложнение линии за счет деления лопасти I на средних стадиях онтогенеза. Типовая формула линии -  $(V_1 V_1) L U^1 U^2 ? L_v \dots : \dots I_d (D_1 D_1)$ . Такое развитие характерно для представителей надсемейства *Ussuritaceae* [7].

6. Усложнение линии путем появления на средних стадиях онтогенеза многочисленных адвентивных элементов. Типовая формула линии:  $(V_1 V_1) A^1 A^2 A^3 \dots L U^1 U^2 \dots I_v ? : I_d ? (D_1 D_1)$ . К такому типу относятся *Pinacoceratidae* [8, 18] и, возможно, *Arcestidae* [21].

Обращает на себя внимание тот факт, что во всех без исключения типах онтогенеза линий цератитов лопасть  $U^1$  переходит на внешнюю сторону оборота, занимая то положение, что и первичный элемент  $U$  в пятилопастной примасуре аммонитов.

Основные типы развития лопастных линий средне- и поздне триасовых цератитов отмечаются и у раннеюрских аммонидей (*Amaltheidae*). Одновременно закладывается принципиально новый тип развития линий, который сводится к усложнению за счет предварительного деления лопасти I на  $I_1, I_1$  и дальнейшему вычленению новообразованных лопастей  $U^1, U^2$  и т.д. Позже возникает новый тип развития, характерный для юрско-меловых форм, который связан с разделением новообразованных лопастей  $U^1 \dots$  и усложнением линии исключительно за счет их постоянного деления. Если у юрских аммоноидей эти два типа развития играют основную роль, то для меловых форм характерно необычайное разнообразие вариантов появления элементов и усложнения линии. Наряду с типично юрскими типами появляются новые: развитие линии происходит за счет деления лопасти I и появления многочисленных новообразованных лопастей  $I^1, I^2$  и т.д., и адвентивных элементов. Кроме того встречаются комбинации основных типов развития, возвращение к четырехлопастной примасуре, образование шестилопастной примасуры и, очень часто, объединение возникших ранее элементов.

II. Образование адвентивных лопастей. По старой, чисто морфологической, терминологии адвентивными называли все вторичные лопасти, возникшие в результате деления первого бокового седла (или наружного) между лопастями  $V$  и  $L$ . Некоторые авторы [7, 18] называют адвентивными лопасти, возникшие в результате усложнения  $V$ . Ф. Нетлинг [22, 23] в свое время назвал их псевдоадвентивными элементами, в отличие от собственно адвентивных, появившихся из первого бокового седла. Поскольку лопасти, возникшие в результате прогибания вершин седел, наблюдаются не только на наружной, но и на внутренней сторонах оборота и развиты иногда не менее интенсивно, чем основные элементы, по-видимому, их следует также рассматривать в качестве адвентивных элементов. В соответствии с тем, из какого седла произошло образование адвентивной лопасти, можно рекомендовать

его дополнительную индексацию. Лопасть, возникшая из седла  $V/L$ , обозначается индексом  $A_{V/L}$ , из седла  $I/D - A_i/d$  и т.д. Индекс, стоящий под  $A$ , показывает не только место появления этой лопасти, но и время ее появления относительно других элементов. Хорошим примером образования адвентивных лопастей служит развитие линии *Paraceltites* (рис. 1), где она образуется за счет резкого прогибания вершины первого бокового седла. Обозначить эту лопасть индексом  $L$  [19, 28] нельзя, поскольку  $L$  - символ первичного элемента. Происхождение этой лопасти связано с седлом  $V/U$  и поэтому ее следует обозначать  $A_{V/U}$ . Примером образования адвентивной лопасти из седла  $V/L$  могут служить линии таких триасовых родов, как *Pinacoceras* [8].

К адвентивным следует, по-видимому, относить лопасти, возникшие на средних стадиях онтогенеза как усложнение вершин седел после образования большинства лопастных элементов. Для таких лопастей, установленных, например, у среднетриасовых *Aristoptychites* [4], применялся индекс с порядковым номером в скобках.

III. Усложнение элементов в процессе онтогенеза может затрагивать любую часть линии, но не седло, расположенное на умбиликальном шве. Основные принципы усложнения элементов были рассмотрены в предыдущих разделах. Следует только отметить, что здесь, как и ранее, важно решение той же проблемы - что происходит: появление новой лопасти или усложнение уже имеющейся. Решение зависит от того, какой элемент „подготовился“ - лопасть или седло. В случае подготовки лопасти следует говорить о ее усложнении или раздвоении, происходящем иногда неоднократно. Индекс лопасти, претерпевшей раздвоение, обычно заключается в скобки. В том случае, когда происходит последовательное смещение частей преобразованной лопасти на внешнюю и внутреннюю стороны, следует применять индексацию  $U_v U_d, U'_v U'_d$  или  $L_v L_d, L'_v L'_d$  и т.д. Усложнение боковых седел (кроме расположенного на умбиликальном шве) влечет за собой появление адвентивного элемента.

Известны случаи значительного усложнения вентральной лопасти, когда в результате многократного деления появляется десять и более „новых“ лопастей. Вслед за Ф. Нетлингом [22, 23] и О.Г. Шиндевольфом [25, 26] следует называть их „псевдоадвентивными“. Примером таких усложнений являются линии раннетриасовых *Procarnites*, *Pseudosageceras* и *Hedenstroemia* (рис. 5, 6), вентральные лопасти которых на заключительных стадиях онтогенеза имеют типовую формулу -  $(V_1 V_1^1 V_2^2 \dots V_2^2 V_1^1 V_1)$ .

1У. Объединение элементов. Красочной иллюстрацией этого процесса является неоднократно упоминающийся здесь *Paraceltites* [19, 28]. Примасура  $VU : D$  сменяется на третьей линии  $VA_{V/U} U : D_1 D_1$  (рис. 1). Далее, на пятой линии происходит объединение лопастей  $U$  и  $D_1$ . Для отражения этого процесса следует заключить индексы объединившихся элементов в квадратные скобки. Формула приобретает следующий вид:  $VA_{V/L} [UD_1] : D_1$ . На заключительной стадии развития линии вновь происходит разде-

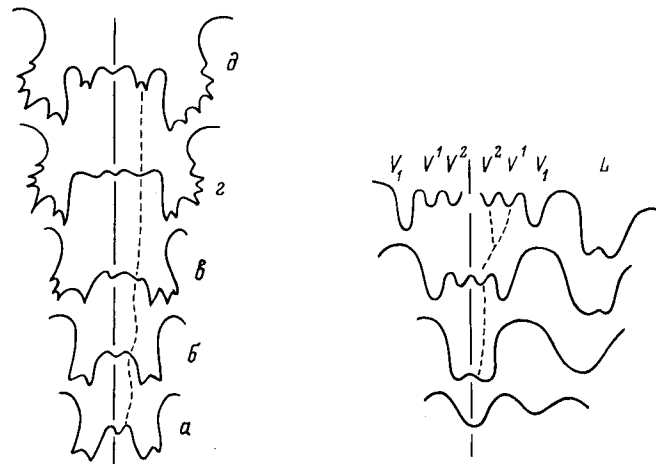


Рис. 5. Онтогенез вентральной лопасти у *Procarnites kokeni* (Arthaber) с образованием псевдоадвентивных элементов [19, с. 192, рис. 72г, с. 193, рис. 73а-г].

Рис. 6. Образование псевдоадвентивных лопастей у *Parahedenstroemia nevolini* (Buriij et Zharn.) [7, с. 84, рис. 9].

ление элементов и конечная формула стадии становится следующей:  $VA_{V/L} [U][D_1] : D_1$ .

Примеры объединения (или слияния) элементов находим в работах И.А. Михайловой [11, 13]. В случае шестилопастной примасуры, формула которой  $VLB : CID$ , при слиянии элементов  $B$  и  $C$  образуется единая лопасть  $[BC]$ , которая смещается в процессе онтогенеза на наружную сторону. Шов при этом занимает положение на седле, из которого возникают новые элементы  $U$ . Формула приобретает вид:  $VL[BC]U^1 : ID$  [13, рис. 5]. Далее стадии развития пропущены и можно только предполагать путь усложнения линии. Слияние лопастей отмечается также у *Acanthoplites* [11, с. 59], начальная формула которого  $VLU : ID$  (по И.А. Михайловой -  $VUU^1 : ID$ ). На первом этапе развития происходит слияние лопастей  $U$  и  $I$  ( $U^1$  и  $I$ , по И.А. Михайловой) с образованием единой лопасти  $UI$ . Далее усложняется седло  $L/[UI]$  и появляется новый элемент  $U_1$ . Формула, отражающая этот процесс, следующая:  $VLU^1 : [UI]D$  (по И.А. Михайловой -  $VUU^1 : ID$ ). В случае индексации лопастей по И.А. Михайловой получается та же формула, что и у примасуры, что никак не отражает процесс слияния лопастей. В дальнейшем усложнение идет по пути образования новых элементов до конечной стадии с формулой  $(V_1 V_1^1) LU^1 U^2 U^4 : U^3 [UI]D$ .

Формула И.А. Михайловой -  $(V_1 V_1^1) UU^1 U^2 U^4 : U^3 ID$  не отражает особенности индивидуального развития этих аммонитов и не

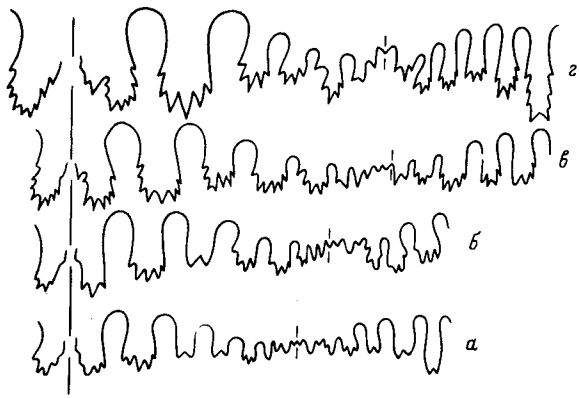


Рис. 7. Объединение элементов лопастной линии и ее упрощение на поздних стадиях онтогенеза у *Stenopopanoceras mirabile* Попов [3, с. 61]:

$$(V_1 V_1) L U^1 U^3 U^5 (U_1^1 U_1^1) : U^9 : U^{10} U^8 U^6 U^4 U^2 I (D_1 D_1);$$

$$(V_1 V_1) L U^1 U^3 U^5 (U_1^1 U_1^1) : U^9 U^{10} : U^8 U^6 U^4 U^2 I (D_1 D_1);$$

$$(V_1 V_1) L U^1 U^3 U^4 (U_1^1 U_1^1) : U^9 U^{10} : U^8 U^6 U^4 U^2 I (D_1 D_1).$$

отличима от других представителей, развивающихся без процесса слияния лопастей или имеющих шестилопастную примасутуру. Объединение лопастей отмечалось и на заключительных стадиях онтогенеза. В качестве примера можно привести развитие лопастной линии среднетриасовых *Stenopopanoceras* [3] с конечной формулой  $(V_1 V_1) L U^1 U^3 U^5 (U_1^1 U_1^1) : U^9 U^{10} : U^8 U^6 U^4 U^2 I (D_1 D_1)$  (рис. 7).

Рассматривая принципы развития и обозначения элементов лопастной линии аммоноидей, авторы не ставили себе целью создание новой системы индексации. Более того, авторы полагают, что полный отказ от системы В.Е. Руженцева [15], как считает Н.П. Луппов [9], вряд ли целесообразен, поскольку большинство индексов  $(V, U, I, D)$  прочно вошли в нашу палеонтологическую литературу и стали привычными для большинства исследователей аммоноидей. Признание латеральной (боковой) лопасти с символом «L» и отказ от существующей трактовки этого элемента [15] несколько сближает системы индексации В.Е. Руженцева и Вецкеинда-Шиндewolfа и сглаживает антогонизм между их сторонниками. Следует еще раз подчеркнуть, что лопасти, заложенные в примасутуре, составляют тот каркас, на который накладываются все последующие преобразования. Лопасти примасутуры должны быть жестко фиксированы и на более поздних стадиях онтогенеза не должны исчезать или появляться. Рассмотренная терминология элементов лопастной линии сочетает принципы морфогенетического и морфологического подходов к развитию лопастной линии, что позволяет не только распознавать гомологичные элементы, но и отражать ход как онтогенеза, так и филогенеза.

## Литература

1. Вавилов М.Н. Онтогенетическое развитие раннетриасовых цератитов рода *Koninckites*. - Палеонт. журн., 1969, № 1, с. 131-134.
2. Вавилов М.Н. Онтогенетическое развитие некоторых анзйских аммоноидей Таймыра. - Палеонт. журн., 1969, № 2, с. 39-48.
3. Вавилов М.Н. Некоторые анзйские аммоноидеи севера Сибири. - Палеонт. журн., 1978, № 3, с. 50-63.
4. Вавилов М.Н., Алексеев С.Н. Онтогенетическое развитие и внутреннее строение среднетриасового рода *Aristoptychites*. - Палеонт. журн., 1979, № 3, с. 49-56.
5. Вавилов М.Н., Захаров Ю.Д. Ревизия раннетриасового рода *Pachyproptichites*. - В кн.: Морфология и систематика ископаемых беспозвоночных Дальнего Востока. Тр. Биол.-почв. ин-та. Дальневосточ. науч. центра АН СССР, 1976, вып. 42, с. 60-67.
6. Захаров Ю.Д. Биостратиграфия и аммоноидеи нижнего триаса Южного Приморья. М., 1968. 175 с.
7. Захаров Ю.Д. Раннетриасовые аммоноидеи Востока СССР. М., 1978. 224 с.
8. Захаров Ю.Д. Онтогенез цератитов рода *Pinacoceras* и особенности развития подотряда *Pinacoceratina*. - Палеонт. журн., 1977, № 4, с. 59-66.
9. Луппов Н.П. О терминологии элементов перегородочной линии аммоноидей. - Тр. ВСЕГЕИ, 1977, вып. 202, с. 65-85.
10. Месежников М.С., Алексеев С.Н. О таксономическом ранге и географическом распространении *Prorasenia Schindewolf, 1925 (Ammonitina, Peresphinctidae)*. - В кн.: Биостратиграфия мезозоя осадочных бассейнов СССР. Л., 1974, с. 142-153.
11. Михайлова И.А. Новые данные об онтогенезе некоторых парагоплитид. - Палеонт. журн., 1976, № 1, с. 57-66.
12. Михайлова И.А. О шестилопастной примасутуре меловых аммоноидей. - Докл. АН СССР, 1977, т. 234, № 5, с. 1197-1200.
13. Михайлова И.А. Типы просутуры и примасутуры меловых аммоноидей. - Палеонт. журн., 1978, № 1, с. 78-93.
14. Попов Ю.Н. Терминология элементов септальной сuture аммоноидей. - В кн.: Ежегодник ВПО, т. XVII. М., 1965, с. 106-114.
15. Руженцев В.Е. Принципы систематики, система и филогения палеозойских аммоноидей. - Тр. ПИН АН СССР, 1960, т. 83, 331 с.
16. Товбина С.З. Об онтогенезе аммонитов рода *Colchidites*. - Палеонт. журн., 1965, № 3, с. 39-48.
17. Товбина С.З. К вопросу о систематике и филогении семейства *Parahoplitidae*. - В кн.: Стратиграфия нижнеме-

ловых отложений нефтегазоносных областей СССР. Л., 1979, с. 109-122.

18. Шевырев А.А. Триасовые аммоноидеи юга СССР. - Тр. ПИН АН СССР, 1968, т. 119, 272 с.
19. Шевырев А.А., Ермакова С.П. К систематике цератитов. - Палеонт. журн., 1979, № 1, с. 52-58.
20. Buch L. von. Note sur les Ammonites. - Annales des Sciences naturelles, 1829, t. 18, p. 267-276.
21. Kullman J. and Wiedman J. Significance of sutures in phylogeny of Ammonoides. - Paleontol. Contrib. Univ. Kansas, 1970, pap. 47. 32 p.
22. Noetling F. Untersuchungen über den Bau der Lobenlinie von Pseudosageceras multilobatum Noetling. - Palaeontographica, 1905, Bd 51, Lief. 5-6. S. 155-260.
23. Noetling F. Die Entwicklung von Indoceras baluchistanense Noetl. Ein Beitrag zur Ontogenie der Ammoniten. - Geol. Paläontol. Abhandl. n. F., 1906, Bd 8 (12), S. 3-96.
24. Schindewolf O.H. Vergleichende Studien zur Phylogenie, Morphologie und Terminologie der Ammonitenlobenlinie. - Abh. Preuss. Geol. Landesanstalt, 1929, H. 115, 102 S.
25. Schindewolf O.H. On development, evolution and terminology of ammonoid suture line. - Bull. Museum Compar. Zool. Harvard coll., 1954, vol. 112, N 3, p. 217-237.
26. Schindewolf O.H. Über die Lobenlinie Ammonoides. - Neues Jb. für Geol. und Paläont., 1954, H. 3, S. 123-140.
27. Schindewolf O.H. Studien zur Stammesgeschichte der Ammoniten. - Abhandl. Akad. Wissensch. Literatur. math.-naturwiss., 1968, Kl., N 3, S. 43-209.
28. Spinosa C., Furnish W.W., Glenister D. The Xenodiscidae, Permian ceratitoid ammonoids. - J. Paleontol., 1975, vol. 49, N 2, p. 239-283.
29. Wedekind R. Über Lobus, Suturallobus und Inzision. - Centralblatt für Miner., Geol. und Paläontol., 1916, N 8.
30. Wedekind R. Die Genera der Palaeoammonoidea (Goniatiten). - Paläontographica, 1918, Bd 62, S. 85-184.
31. Wiedmann J. Entwicklungsprinzipien der Kreideammoniten. - Paläon. Z., 1963, Bd 37, N 1-2, S. 103-121.
32. Wiedmann J. Stammesgeschichte und System der posttriadischen Ammonoideen. Ein Überblick. T. 2. - Neues Jahrb. für Geol. und Paläontol., 1966, Bd 125, H. 1-3, S. 49-79.
33. Wiedmann J. Probleme der Lobenterminologie. - Eclogae Geol. Helvetiae, 1970, vol. 63, N 3.

Н.П. Луппов, В.А. Прозоровский

## О НИЖНЕМ ГОТЕРИВЕ БОЛЬШОГО БАЛХАНА

Широко развитые в пределах горных сооружений Западной и Южной Туркмении нижнемеловые отложения в нижней части представлены мощной толщей карбонатных пород. Известняки содержат богатый и разнообразный комплекс остатков бентосной фауны, по которому в основном определялся возраст и производилось их разделение. На основании изменения состава двустворок, брахиопод, морских ежей и другой фауны внутри карбонатной толщи были выделены интервалы разреза, примерно соответствующие берриасу, валанжину, готериву и раннему баррему. Однако бентос, тесно связанный с фациями, позволяет выявлять, в первую очередь, рубежи фациальных перестроек, зависящие от местных особенностей палеогеографии. Последние же, как правило, не соответствуют границам подразделений Международной стратиграфической шкалы и вопрос об объеме отдельных частей толщи и о корреляции ее с другими районами развития разновозрастных отложений до сих пор остается не до конца разрешенным.

Один из наиболее полных и богато охарактеризованных остатками фауны разрезов нижнемеловой толщи был описан Н.П. Лупповым [10] в хр. Большой Балхан, на горе Казанжабурун, в 4 км к северо-востоку от г. Небит-Дага. Здесь среди преобладающих карбонатных пород встречаются пачки терригенных и терригенно-карбонатных образований. Исходя из особенностей состава пород и характера распространенных в них органических остатков, Н.П. Луппов разделил указанный толщу на 5 свит.

Вторая свита Н.П. Луппова, залегающая согласно на подстилающих массивных известняках, представлена толщей сложного переслаивания отчетливо параллельнослоистых терригенно-карбонатных пород (~100 м). В нижней ее части преобладают известковистые и глинистые алевролиты с прослоями известковистых песчаников и песчаных известняков. В них присутствуют многочисленные ядра и раковины разнообразных двустворок, брахиопод и особенно панцири морских ежей. Здесь же в 1973 г. были обнаружены ядра аммонитов, определение которых позволило существенно уточнить стратиграфическое расчленение этого разреза.

Верхняя, большая часть, образована толстоплитчатыми песчанистыми, пелитоморфными, реже оолитовыми известняками. В ней,